

土佐湾におけるクルマエビ科エビ類の資源生物学的研究

著者	阪地 英男
学位授与機関	東京水産大学
学位授与年度	2002
URL	http://id.nii.ac.jp/1342/00000726/

土佐湾におけるクルマエビ科
エビ類の資源生物学的研究

阪地英男

2002



目次

Abstract	1
第1章 我が国におけるクルマエビ科エビ類資源とその研究	6
第2章 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相とその特徴および漁業	12
第3章 土佐湾大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造	40
第4章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成熟過程と産卵期	65
第5章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成長と個体群構造	83
第6章 資源管理	111
要約	131
謝辞	136
文献	138

Abstract

Penaeid shrimps are mainly distributed in shallow and inshore tropical and subtropical waters. Worldwide, they support fisheries of significant importance and are important for the small-scale trawl fishery of southwestern Japan. The annual catch of penaeid shrimps in Japanese waters has decreased with the decrease in the number of small-scale trawlers in recent years. The decline in coastal fisheries such as the small-scale trawler is not desirable for the maintenance of regional industries and the diversity of food for the nation. For the sustainable running of small-scale trawlers, management of resources of penaeid shrimps is important, although there have been few studies on the life history of penaeid shrimps in the Japanese waters especially on small-sized species. In this study, the penaeid fauna, the vertical distribution of the penaeid shrimp assemblage on the continental shelf and the life histories of the major four species on the continental shelf are described and discussed for the sea areas around Tosa Bay (33°N, 133°E), Pacific coast of Japan, an area influenced by the warm Kuroshio stream. Further, the management of penaeid shrimp resources for the small-scale trawler in Tosa Bay is discussed.

Many specimens were collected from 1994 to 1999 using bottom trawls of small-scale trawlers (< 5 GT) from the 0-80 m in depth in nighttime operations and of the R/V Kotaka-maru III (49 GT) and IV (59 GT) from the 50 to 1,000 m in depths in daytime operations in Tosa Bay, or using a push net from a small boat with an outboard motor in the river-mouth estuary area in Urado Bay, which is semi-enclosed and connected to Tosa Bay.

A total of 35 species of penaeid shrimps were collected from Urado Bay and from 0 - 400 m in depth in Tosa Bay. No penaeid shrimps were collected from the waters deeper than 400 m in depth. The distribution patterns after settlement of the penaeid shrimps around Tosa Bay were classified into the following five types. (1) Estuary type (one species); juveniles and adults are distributed only in Urado Bay; *Metapenaeus moyebi*. (2) Estuary - upper continental shelf type (six species); juveniles are distributed in estuaries and semi-enclosed areas and migrate to the upper continental shelf (< 80 m depth) of Tosa Bay with growth; *Marsupenaeus japonicus*, *Melicerlus latisulcatus*, *Metapenaeus ensis*, *Penaeus monodon*, *P. semisulcatus*, and maybe *Metapenaeus intermedius*. (3) Continental shelf type (twenty-three

species); juveniles and adults are distributed on the continental shelf (< 140 m depth) of Tosa Bay; *Atypopenaeus stenodactylus*, *Melicertus marginatus*, *Metapenaeopsis acclivis*, *M. barbata*, *M. aegyptia*, *M. dalei*, *M. dura*, *M. gallensis*, *M. lamellata*, *M. mogiensis mogiensis*, *M. palmensis*, *M. sinica*, *M. toloensis*, *Parapenaeopsis cornuta*, *P. tenella*, *Parapenaeus fissuroides*, *P. lanceolatus*, *P. longipes*, *Trachypenaeopsis richtersii*, *Trachysalambria albicoma*, *T. curvirostris*, *T. longipes*, *T. sp.* (4) Continental shelf – continental slope type (three species); juveniles and adults are distributed on the continental shelf and the continental slope (≥ 140 m depth and ≤ 400 m depth) of Tosa Bay, mainly on the continental slope; *Metapenaeopsis lata*, *M. provocatria owstoni* and *Parapenaeus sextuberculatus*. (5) Continental slope type (two species); juveniles and adults are distributed on the continental slope of Tosa Bay; *Parapenaeus fissurus* and *Penaeopsis eduardoi*. The penaeid fauna in Tosa Bay is the richest compared to other reported Japanese waters. The warm environment in winter ($> 15^{\circ}\text{C}$) due to the effects of the Kuroshio are important for the rich penaeid fauna in Tosa Bay in addition to the varied habitats from estuary to continental slope in this area.

The density of all penaeid shrimps in each depth class on the upper continental shelf was largest in 45 m in depth and smallest in 5 m and 75 m in depths, the distribution pattern looked like a normal or binomial distribution. The species composition of penaeid shrimps changed successively in relation to depth. Each distribution pattern of the main nine species also looked like a normal or binomial distribution each with a different mode and range, although some of the distributions partially overlapped one another. The depth range of the distribution of each species had seasonal stability, although the density of each species changed seasonally. On the other hand, on the grain size composition of the bottom, fine classes dominated in the deeper area and the change of the penaeid species composition by depth corresponded to the change of the grain size composition of the bottom by depth. Successive changes of the species composition is important for the richness of the number of penaeid species on the upper continental shelf of Tosa Bay.

Ovaries were observed histologically to make clear the maturing processes and the spawning seasons of the main four species on the upper continental shelf of Tosa Bay; namely *Metapenaeopsis aegyptia*, *M. barbata*, *M. dalei* and *M. sinica*. Seven stages were distinguished in the oocyte development. The cortical crypts, which have been generally

reported to occur in the pre-maturation stage of oocytes in penaeid shrimps, did not occur even in the ovulated oocytes. Since ovulated or the late phase of the pre-maturation stage oocytes co-occurred with earlier stage oocytes in the same section of the ovary, each species was concluded to be a multiple spawner which have short spawning intervals. Monthly changes of the occurrence of each developmental stage indicated that the spawning season was throughout the year in *M. dalei* and in early summer to autumn in the other three species. Such a long spawning season confirmed in *M. dalei* has not been recorded in other penaeid shrimps in temperate waters including Japanese waters.

Seasonal changes in the carapace length (CL) composition and gonad somatic index (GSI) were observed to clarify the structure of the populations of the above four *Metapenaeopsis* species.

In *M. dalei*, there were several generations a year, a large body (maximum size CL 17 mm) and long life (about six month) generation from winter to spring and a small body (maximum size CL 14 mm) and short life generations (of several months) from summer to autumn. Links of the spawning season of each generation made the spawning season of the population long. One generation a year with a short spawning season in summer in *M. dalei* is reported from other waters colder than Tosa Bay in winter and spring. It seems that the smaller maturation size and prolonged spawning season in the warm environment leads to shortened generation periods and an increase in the number of generations a year in *M. dalei*.

In the other three species, there was one generation a year, a generation spawned in the current year appeared in autumn, grew even in winter and lived to the preceding autumn. On the other hand, their body sizes were different from each other, *M. barbata* is the largest (maximum size CL 26 mm), *M. sinica* is next in size (maximum size CL 22 mm) and *M. aegyptia* is the smallest (maximum size CL 18 mm). Spawning was made mainly by the generation spawned in the preceding year, but it was confirmed histologically that some part of the generation spawned in the current year matured at a small size and spawned in autumn after they had just recruited. In *M. barbata*, it is reported that the generation period is two years with a stagnation of growth in winter and spring, when the water temperature falls lower than 15°C in the inshore waters in Japan such as in the Inland Sea. It seems that the generation period is shortened by the rapid attainment to the maximum body size by the

continuous growth throughout the year in warm waters such as in Tosa Bay. Based on this, the generation period of the *Metapenaeopsis* species is concluded to be changeable with the effects of the ambient water temperature.

Two patterns of the life history of *Metapenaeopsis* were observed, one was observed in *M. dalei* and the other was observed in the other three species. In tropical waters these two life history patterns are potentially interchangeable, if almost all the individuals spawn within the first year and the generation period is shortened. On the other hand, such interchangeability of the two life history patterns may not occur, if each life history pattern is specific to each species group, which is classified by the presence or absence of the stridulating organ on the carapace. The stridulating organ is absent in *M. dalei* but present in the other three species suggesting that the life history pattern may be inheritably different. In order to clarify the life history patterns of *Metapenaeopsis*, more species in different environmental conditions require examination.

For the diagnosis of the stock of penaeid shrimps on the upper continental shelf of Tosa Bay, data of catch of shrimps and fishing effort (number of boat day) of the beam trawlers in Mimase Fisheries Cooperative Association from 1970 to 2000 were analyzed.

Fishing period was from April to December. Monthly CPUE (catch number per unit effort) increased from April to May and decreased from May to September in most of the years. Monthly Z (total mortality coefficient) and qN_0 in each year were estimated by the regression analysis to the following formula; $\ln(\text{CPUE}) = \ln(qN_0) - Z(i+1/2)$; then, q is a catchability coefficient, N_0 is an initial stock number in May and i is a whole number which increases monthly from May to September. M (natural mortality coefficient) was estimated to be 0.208 by Tanaka's law ($2.5 / \text{life span}$, (which was twelve months in the shrimps) and 0.270, which was the same value of the smallest Z estimated above and was a too large estimation, was also used. Z was estimated to be between 0.270 and 0.749. N_0 after 1980 were smaller than those of the 1970's. The rate of exploitation from May to September was gradually increasing from 1970's, each value in 1998 and 1999 showed almost 0.7 - 0.8. The present stock level of penaeid shrimps in Tosa Bay is estimated to be low comparing the past thirty years.

The relationships of biomass of parent and abundance of progeny tended to go near the origin with the passage of time, although those after 1974, when the biomass of parent were

less than 400 ton, were not significant. Judging from such relationships after 1974, it is not expected that the biomass of parent make sure the abundance of progeny in penaeid shrimps of Tosa Bay. Then, it is important to make YPR (yield per recruitment) largest, together with maintaining the biomass of parent.

Here, delay of the starting of the fishing period was discussed, because the shrimps grew up until autumn. For Z in April, 0.1, 0, -0.2, -0.4 and -1.0, which were included in the range observed from 1970 to 2000, and for Z from May to September, 0.725, 0.575 and 0.412, which were the largest, the average and the smallest values in the 1990's, were used. For M , 0.208 and 0.270 were used as described above. In the result, it was expected that closing the fishing period in April made the total catch weight in the fishing period to increase, maximum 1.1 times larger. Biomass of the parent was estimated to be 1.07 – 1.47 times larger. It was estimated that closing the fishing period in April and May did not necessarily made the total catch weight to increase. In conclusion, it is necessary to close the fishing period of small beam trawlers in April for increasing total catch weight and maintaining parent biomass of penaeid shrimps in Tosa Bay.

第1章 我が国におけるクルマエビ科エビ類資源とその研究

クルマエビ科エビ類は発展途上国を中心とした世界中の熱帯浅海域沿岸各国で漁獲されており、養殖も盛んに行われている。これらエビ類の多くは先進諸国に輸出され、世界で最も重要な水産物となっている。そのほとんどが、近年まで *Penaeus* 属にまとめられてきた大型種 (*Fenneropenaeus*, *Marsupenaeus*, *Melicertus*, *Penaeus* など) である。我が国も大量のクルマエビ科エビ類を輸入しており、1999 年の輸入量は 21 万 5 千トン余り (シュリンプ輸入量から赤エビ (あまえび類) 輸入量を差し引いた数) と推定される。我が国は、アメリカと並ぶクルマエビ科エビ類輸入大国である。¹

我が国におけるエビ類の漁獲量は、「いせえび」、「くるまえび」、「その他のえび類」としてまとめられている。2000 年のエビ類漁獲量は、「いせえび」1,244 トン、「くるまえび」1,447 トン、「その他のえび類」25,898 トンであった (Fig. 1-1)。また、クルマエビの養殖生産量は 2,086 トンであった。²

全国統計における「いせえび」と「くるまえび」は、そのほとんどがそれぞれ標準和名のイセエビ *Panulirus japonicus* とクルマエビ *Marsupenaeus japonicus* であると考えられる。一方、「その他のえび類」には、クルマエビ以外のクルマエビ科、ホッコクアカエビなどのタラバエビ科、サクラエビ科等を含み、種ごとの漁獲量の詳細は明らかではない。しかし、我が国の「その他のエビ類」の漁獲量の半分近くを占める瀬戸内海では (Fig. 1-2)、そのほとんどがクルマエビ科エビ類である (山口, 1981; 東海・阪地, 1989)。また、小型クルマエビ科エビ類は、太平洋中区 (玉越, 1993)、同南区 (阪本・林, 1977; 通山・林, 1982)、東シナ海区 (池松, 1963) でも重要な漁獲対象となっている。これらから、「その他のエビ類」の少なくとも半分以上がクルマエビ科に属すると考えられる。このように、我が国では最も漁獲量の多いエビの分類群はクルマエビ科であり、なかでも「その他のエビ類」に含まれる小型種の漁獲量が多い。

我が国におけるエビ類漁獲量の変遷によると、「いせえび」の漁獲量は 1 千から 1 千 5 百トンの間で安定している。しかし、「くるまえび」は 1985 年の約 3 千 7 百トンをピークに、「その他のエビ類」は 1973 年の約 7 万 5 千トンをピークに、2000 年には

¹ 流研リサーチ シュリンプデータブック 2000 年版

² 農林水産省統計情報部 平成 12 年漁業・養殖業生産統計年報

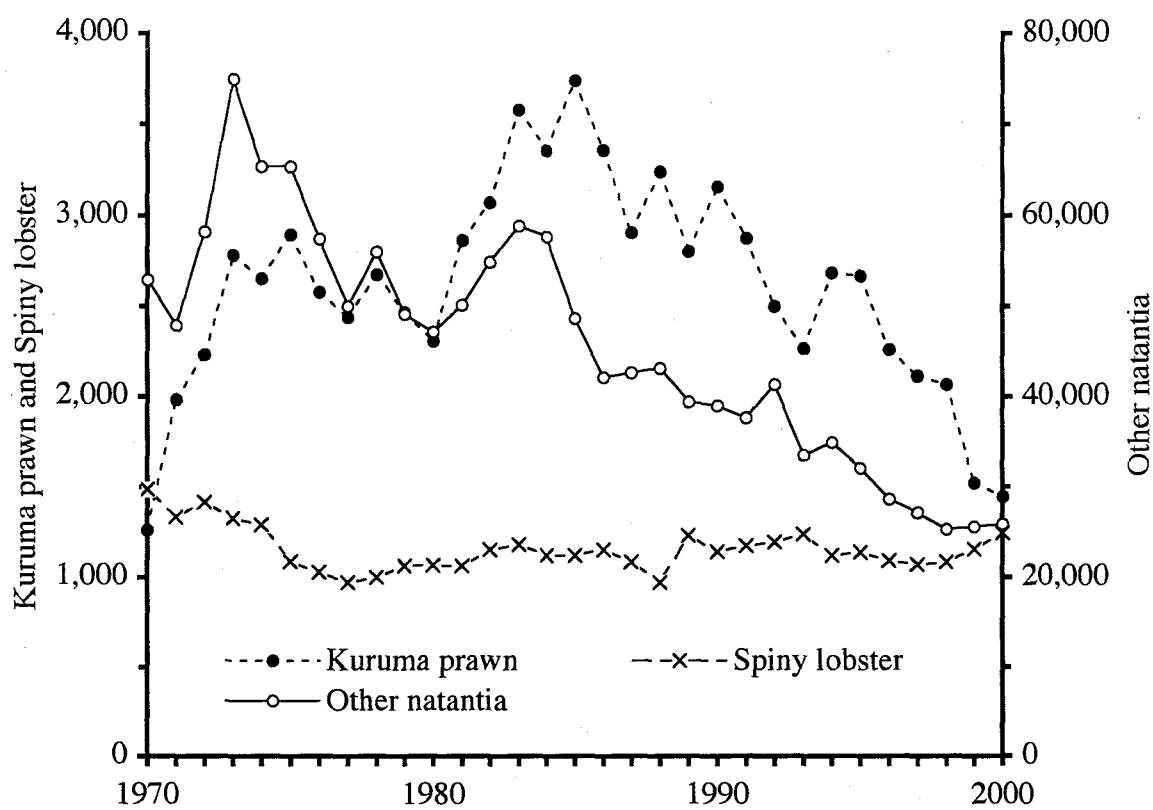


Fig. 1-1. Annual catches (ton) of Kuruma prawn, Spiny lobster and Other natantia around the Japanese waters

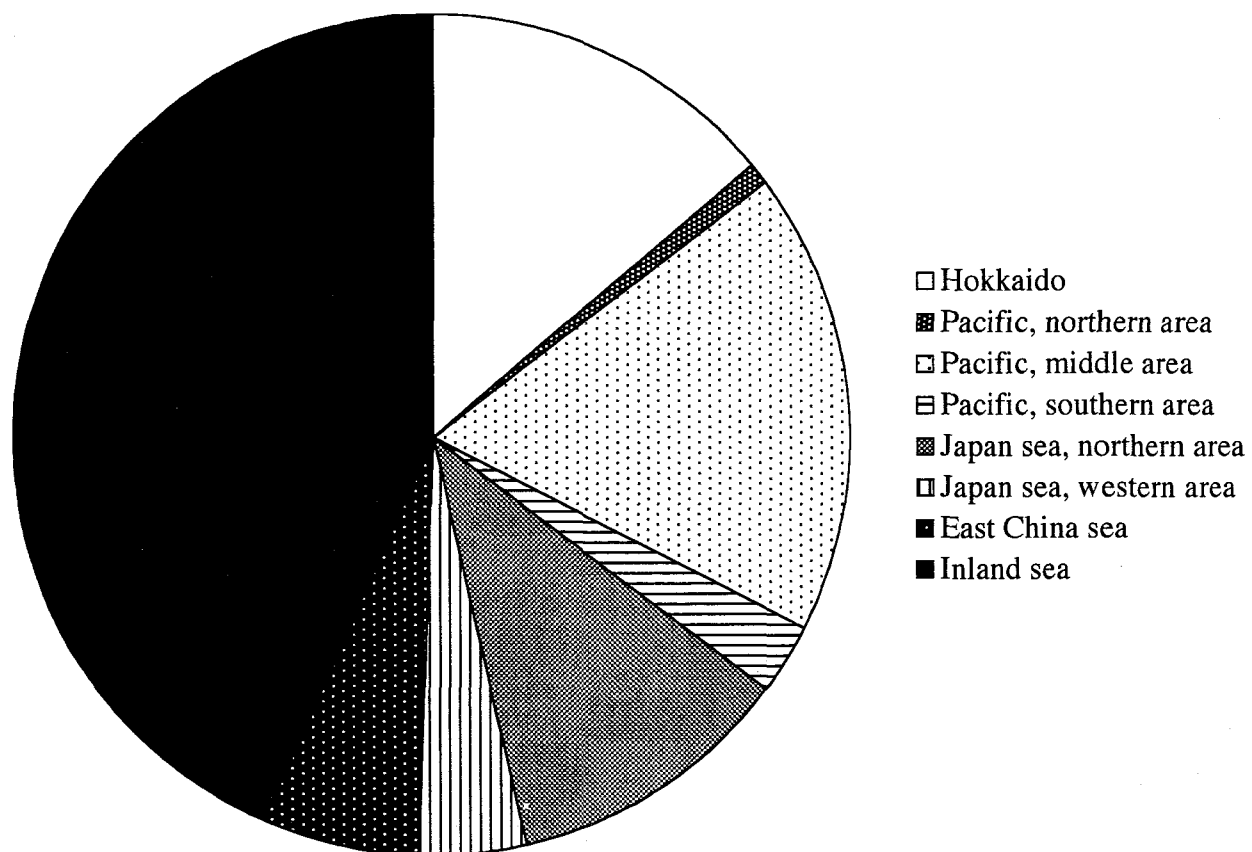


Fig. 1-2. Annual catches of "other natantia", which denote all natantia except Kuruma prawn and Spiny lobster, in each fishing area around the Japanese waters in 2000.

それぞれ 1 千 4 百トンと 2 万 6 千トンにまで減少した。このように、「くるまえび」と「その他のえび類」の近年の漁獲量は減少傾向にある(Fig. 1-1)。このような「くるまえび」と「その他のえび類」の漁獲量の減少は、1980 年代以降の小型底びき網漁業の漁労体数の減少に伴って起こっている(Fig. 1-3)。

このような沿岸漁業の衰退は、加工や流通を含めた地域経済の発展の観点から好ましいことではない。また、近年注目されている食料の安全性と多様性の保全を図る上でも、一定の沿岸漁業を維持することは必要であると考えられる。このため、沿岸漁業でも資源管理の実践とそれによる経営の安定が求められており、南西日本の小型底びき網漁業においては小型クルマエビ科エビ類が重要対象種であるため、その資源管理が重要である。

我が国におけるクルマエビ科エビ類の研究は、市場価値が最も高く栽培漁業や養殖業の対象となっているクルマエビに集中しており、初期発生、成長による生息場所の変化、成熟と産卵などに関する多くの研究が行われてきた（例えば Hudinaga, 1942）。また、かつて以西底びき網漁業の重要対象種であったコウライエビ *Fenneropenaeus chinensis* では、生殖や初期成長に関する基礎的な研究や資源量推定などの研究が行われた（例えば岡, 1967）。栽培漁業、養殖業、大規模漁業の対象ではない小型のクルマエビ科エビ類については、それらを主な漁獲対象とする小型底びき網漁業の盛んな西日本の内湾域を中心として、次のように生活史研究が行われてきた。

安田（1956, 1958）、安田他（1957）は瀬戸内海に棲息する主要種の分布特性と生活史を明らかにし、サルエビ *Trachysalambria curvirostris* などには発生翌年に再生産を行って死亡する長期世代と、発生当年に再生産を行って死亡する短期世代があるとした。小型底びき網漁業によるエビ漁獲量が特に多い周防灘では、山口県内海水産試験場によって、ヨシエビ *Metapenaeus ensis*、シバエビ *M. joyneri*、モエビ *M. moyebi*、アカエビ *Metapenaeopsis barbata*、トラエビ *M. acclivis*、サルエビなどの分布特性や生活史について一連の研究が行われてきた（八柳・松清, 1951；前川・八柳, 1953；八柳・前川, 1954；八柳他, 1955；八柳・前川, 1957a；1957b；宇都宮, 1959；前川, 1961；檜山・林, 1991）。その他にも、瀬戸内海における小型クルマエビ科エビ類の分布特性や生活史に関する研究は多い（林他, 1967；林, 1974；上田, 1987；1990；阪地・東海, 1990；阪地他, 1992；上田, 1992；徳田, 1994；上田, 1996）。有明海では、池松（1963）が 16 種のクルマエビ科の分布および成長を明らかにしている。

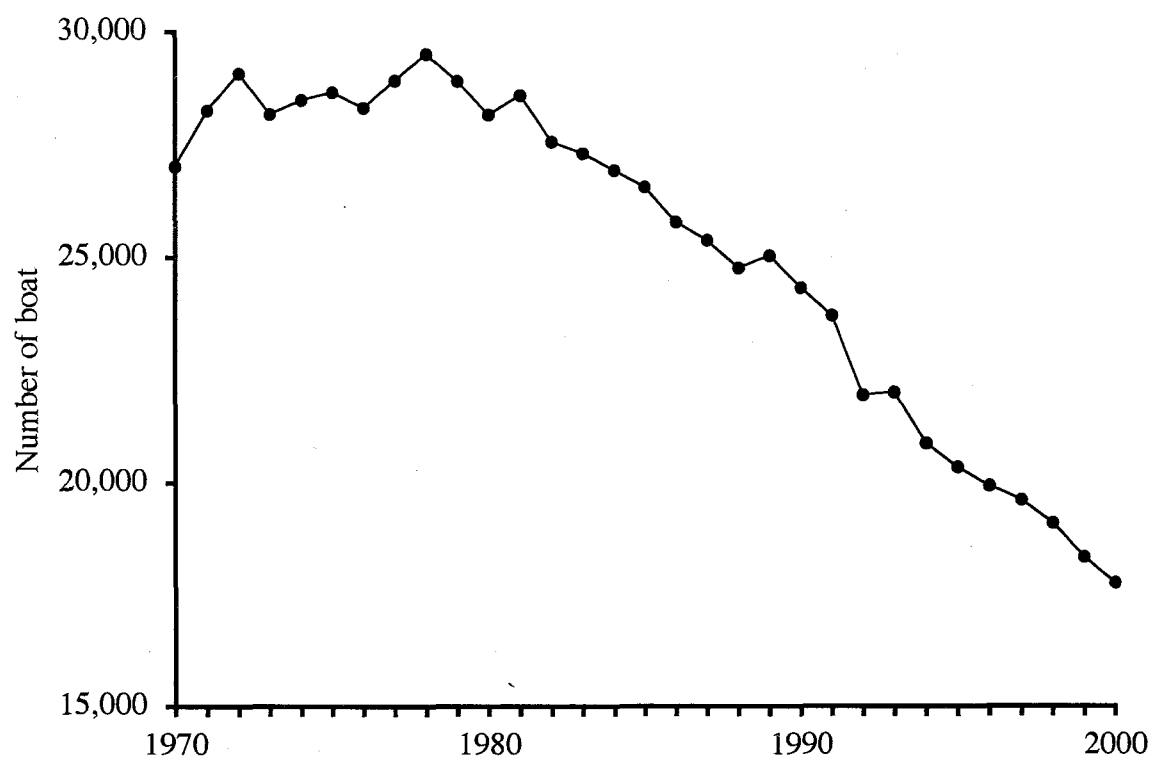


Fig. 1-3. Number of small scale bottom trawlers in Japan.

その他、八代海（肥後・符，1988），油谷湾（小嶋・花渕，1981），土佐湾（通山・林，1982），和歌山県水域（阪本・林，1977）などから種組成や分布特性などが報告されている。しかし，これらの中には，研究者や水域によって成長や寿命で異なる結果が示されているものもあり，漁業生物学的な議論が十分とは言えない。

我が国周辺に棲息するクルマエビ科エビ類に関する研究は，小型底びき網漁業の盛んな瀬戸内海や九州の内湾域に集中して行われてきた。しかし，世界的に見たクルマエビ科の分布は熱帯浅海域に中心があり，年間最低水温が 15℃を下回る水域では種数が大幅に減少する(Dall, *et al.*, 1990)。したがって，冬季における水温が 10℃以下に低下する我が国の内湾域はクルマエビ科エビ類の分布の縁辺に近く，その種組成や生息する種の生活史は分布の中心である熱帯浅海域とは異なると考えられる。これに対し，黒潮の影響を強く受ける土佐湾の大陸棚上では，年間最低水温が 15℃を下回ることとはほとんど無い。土佐湾では，Hayashi and Toriyama (1980)によってシラガサルエビが新種として記載され，通山・林（1982）によって 26 種の棲息が報告されるなど，我が国の内湾域に比べ種数が多い。このように，瀬戸内海などに比べると，土佐湾の環境やクルマエビ科の種数と種組成はその分布の中心である熱帯水域に近い。しかし，研究例の多い瀬戸内海などに比べると，土佐湾におけるクルマエビ科の分布特性や種ごとの生活史に関する研究は限られている。

以上に述べたように，我が国は世界有数のクルマエビ科エビ類の消費国でありながら，その天然個体群に対する研究は十分と言える状態ではない。本研究では，我が国周辺水域では比較的温暖な土佐湾とその周辺において，クルマエビ科エビ類の種組成と大陸棚上の主要種の鉛直分布および生活史を明らかにした。また，そのような生物学的知見を利用した資源管理について，考察と提言を行った。

第2章 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相とその特徴および漁業

土佐湾は、足摺岬と室戸岬の間にあって、太平洋に向かって大きく開いているため、沖合を流れる黒潮の影響を強く受ける。その一方で、仁淀川や四万十川などの河川水や瀬戸内からの内海水にも少なからず影響を受けており、湾内の海水は複雑な混合形態であると考えられている（宮田他，1985）。ごく沿岸域は波浪の影響を受ける砂利海岸で、距岸 20km 以内は水深 140m 程度まで勾配の緩やかな大陸棚が広がり、その先は急勾配の上部大陸斜面を経て水深 800~1,000m の土佐海盆につながる。また、底質はごく沿岸部を除いて極細砂からシルトである（池原・岡村，1985）。浦戸湾は土佐湾中央部の高知市にある南北約 6km のひょうたん型の内湾であり、幅約 140m の狭い海峡で土佐湾に接続する（蒲原，1958）。浦戸湾奥部には高知市内を流れる 7 つの河川が流入し、河口部には小さな干潟やアマモ場が見られる。

このような環境を有する土佐湾周辺では、これまでに 26 種のクルマエビ科エビ類が報告されており（通山・林，1982）、小型底曳き網漁業がこれらを漁獲している。土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の許可隻数は、2001 年 1 月 1 日現在で御量瀬漁協 38 隻および高知市漁協 17 隻の合計 55 隻である。漁船規模は 4 トン前後のものが多く、機関出力は 15 馬力である。漁法はビームを用いて網口を開口する手繰り第 2 種小型底びき網漁業である。操業水域は土佐湾中央部の水深 80m 程度までの大陸棚上である。漁期は 4~12 月であり、操業時間は夜間となっている。「小えび」は生鮮状態で地元において消費される他、加工用原料としても利用されている。

第 2 章では、土佐湾周辺に生息するクルマエビ科エビ類の種組成と分布を明らかにし、分布様式のタイプ分けを行うとともに、他水域と比較してその特徴を考察した。また、クルマエビ科エビ類を漁獲している小型底曳き網漁業の実態を明らかにした。

材料と方法

本研究で用いた標本は、1993 年から 1999 年に土佐湾中央部における小型底びき網漁船と中央水産研究所所属の調査船こたか丸による底びき網調査および浦戸湾における小型船外機船による叉手網調査で採集されたものである。

小型底びき網漁船（5t 未満）による調査は、高知市沖の土佐湾中央部の水深 0~80m

の水域において行った(Fig. 2-1). この調査水域は小型底びき網漁場に含まれる. 調査水域を水深 10m ごとに 5m・15m・25m・35m・45m・55m・65m・75m の 8 つの水深帯に分け, 1994 年 4 月から 12 月には 5-55m において, 1995 年 4 月から 1996 年 3 月および 1998 年 3 月と 2000 年 3 月には 15-65m において, 1996 年 4 月から 1997 年 3 月には 35-75m において, それぞれ月 1 回の曳網を行った. また, 1998 年 8 月と 9 月では 15-65m において月 2 回の曳網を行った. それぞれの水深帯における各月の曳網回数は 0-5 回であり, 合計曳網回数は 215 回であった(Table 2-1). 用いた漁具の仕様は, ヘッドロープ長 13.6m, グランドロープ長 11.2m, 袖網の目合(伸張時の内径) 18.0 mm, 天井網の目合 16.3 mm, 身網の目合 10.3 mm, コッドエンド部脚長 5 mm のモジ網, 網口間隔 5 m のビームトロールであった(Fig. 2-2). 調査を行った時間帯は日没後のほぼ 19 時から 22 時の夜間で, 曳網速度は 2 ノット前後, 曳網時間は 15 分間とした.

調査船こたか丸 III (49GT) およびこたか丸 IV (59GT) による調査は, 土佐湾中央部の水深 50~1,000m の水域において行った(Fig. 2-3). 1993 年 4 月から 1996 年 3 月に, 水深 55~250m の間の 14 の水深帯において, こたか丸 III およびこたか丸 IV によって合計 356 回の曳網を行った(Table 2-2). また, 1996 年 4 月から 1999 年 3 月に, 水深 100~1,000m の間の 13 の水深帯において, こたか丸 IV によって合計 225 回の曳網を行った (Table 2-3). 用いた漁具の仕様は前述の小型底びき網漁船による調査で用いたものと同じであるが, コッドエンド部を脚長 2 mm のモジ網としたオッタートロールであった(Fig. 2-2). 調査を行った時間帯は 10 時から 15 時の昼間で, 曳網速度は 2 ノット前後, 曳網時間は 15 分間とした. スキャンマ袖網計を用いて測定したところ, 網口間隔は曳網時 5~7m で安定していた.

浦戸湾奥部では, 1998 年 4 月から 11 月に叉手網による採集を行った. 叉手網とは釣り餌用の活エビ採集のための押し網で, 威しチェーンと滑走装置を水底に着底させ, 小型の船外機船で押し進む漁法で, 目合(伸張時の内径) 20 mm の菱目の網地を用いた(Fig. 2-4). 調査水域は, 高知市内を流れる国分川および下田川の河口部で, コアマモ *Zostera japonica* がまばらに分布していた(Fig. 2-5). 調査時の水深は 0.5-1m 程度であったが, 大潮の干潮時には干上がる部分もあった. 調査を行った時間帯は日没後の 19 時から 21 時の夜間で, 曳網時間は 30 分程度とした.

これらの調査で採集した標本は研究室に持ち帰り, 種の同定, 個体数の計数と重量

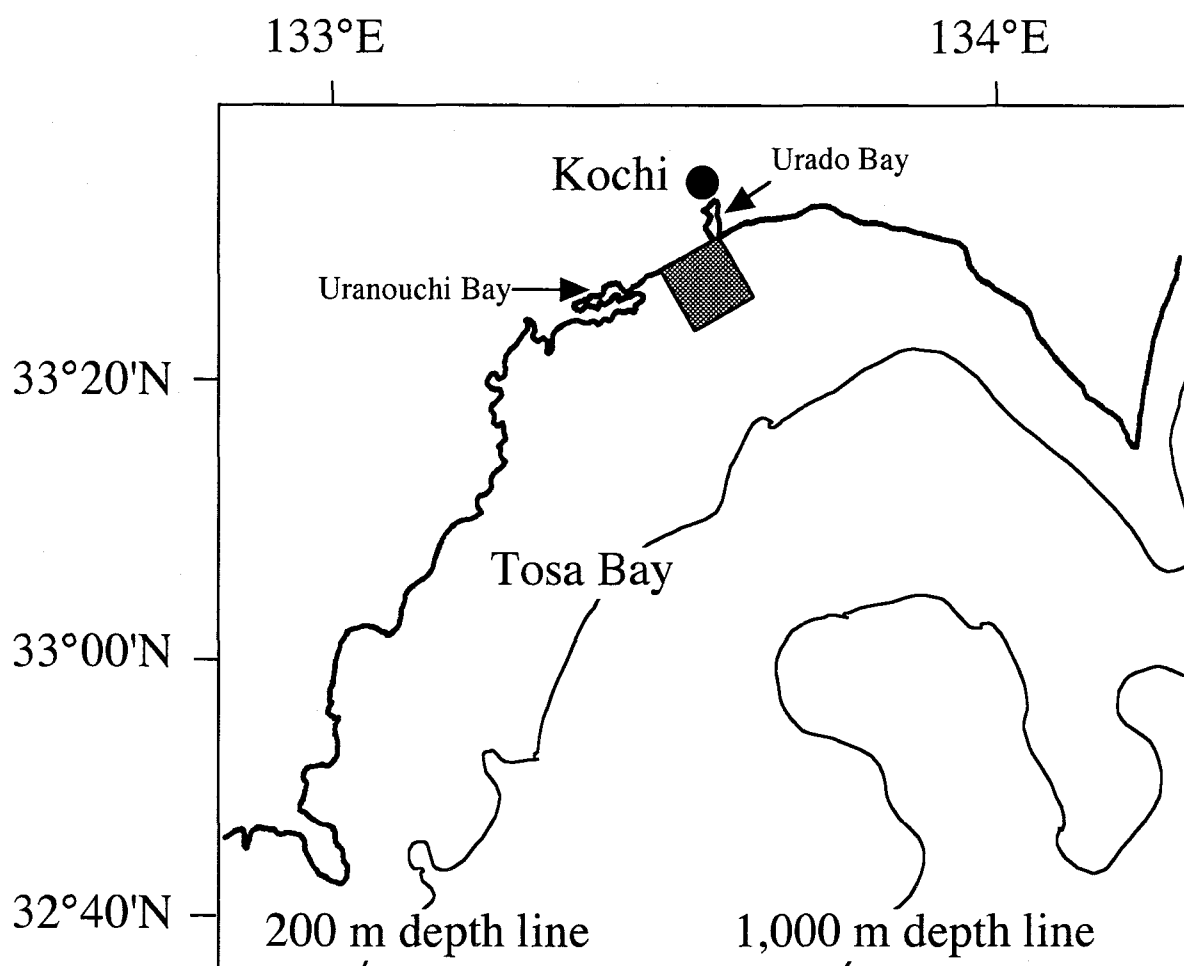


Fig. 2-1. Research area of the beam-trawl sampling conducted from April 1994 to March 1999.

Table 2-1. Number of hauls of the shrimp beam trawl research in each depth in each month from 1994 to 2000 in Tosa Bay, Pacific coast of southern Japan

Depth (m)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	total
5	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	9
15	0	1	3	2	2	2	2	4	4	2	2	2	26
25	0	1	3	2	2	2	2	4	4	2	2	2	26
35	1	2	3	3	3	3	3	5	5	3	3	3	37
45	1	2	4	3	3	3	3	5	5	3	3	3	38
55	1	2	4	3	3	3	3	5	5	3	3	3	38
65	1	2	4	2	2	2	2	4	4	2	2	2	29
75	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
Total	5	11	22	17	17	17	17	29	29	17	17	17	215

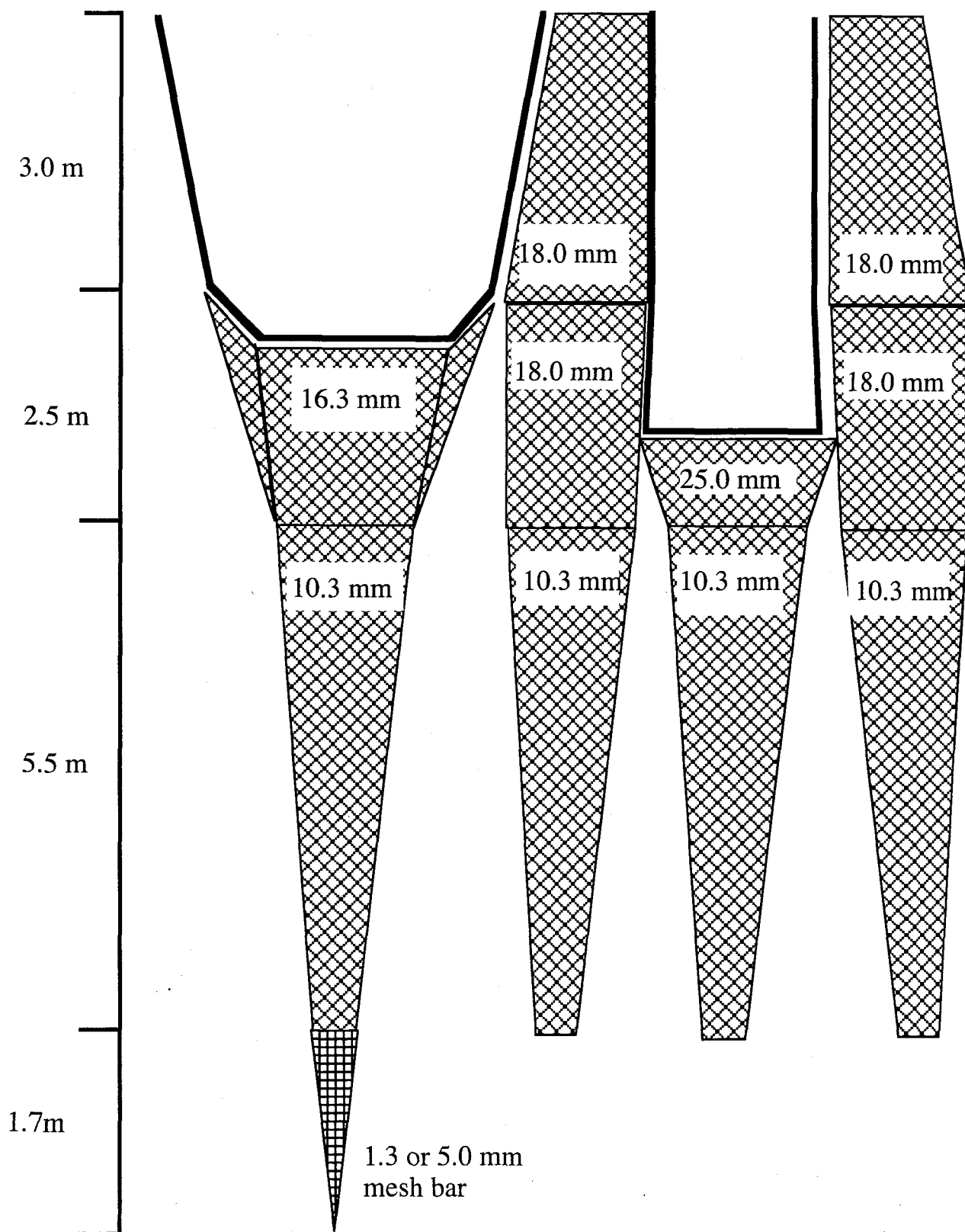


Fig. 2-2. Trawl net used for the shrimp sampling. Inner mesh lengths in the body and mesh bar in the cod end were measured.

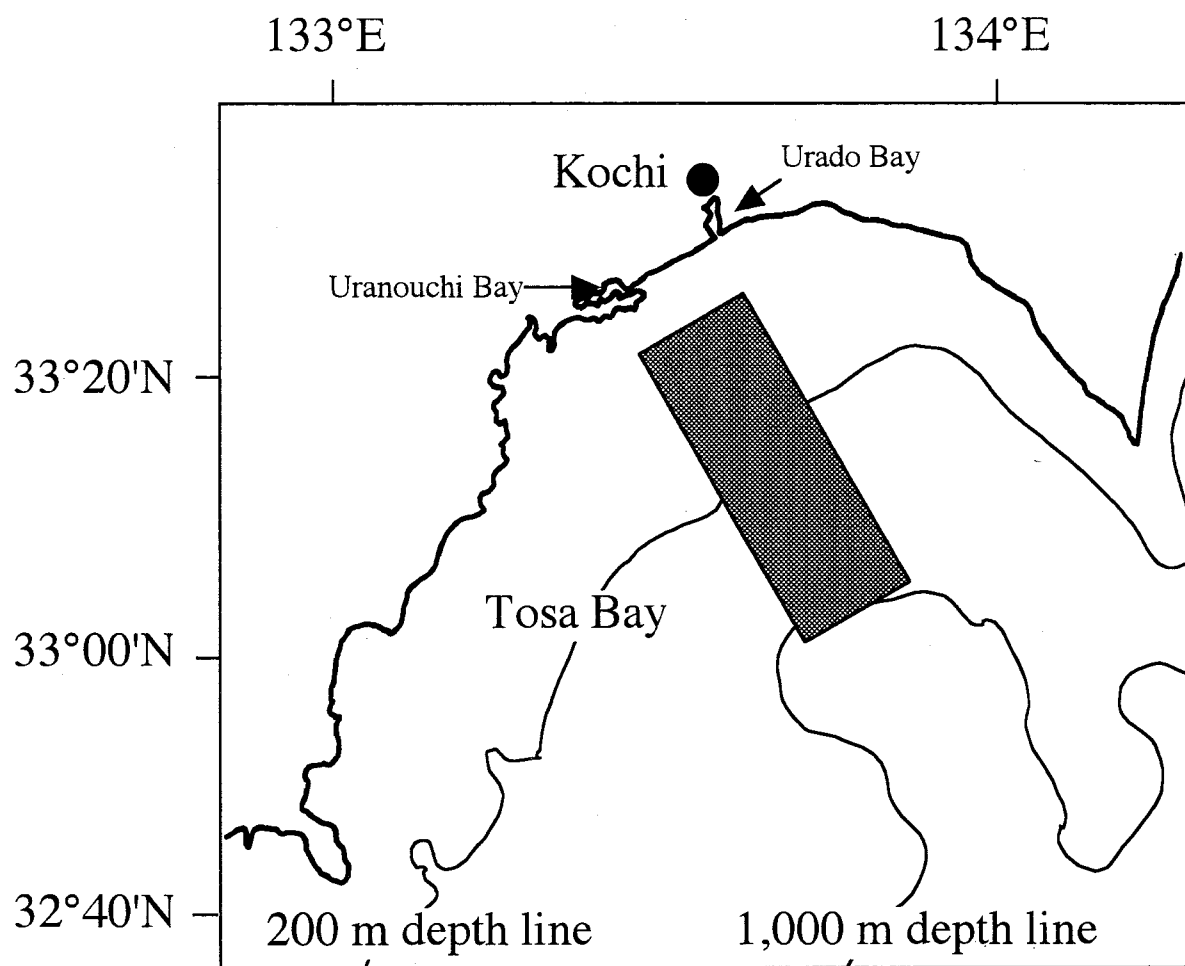


Fig. 2-3. Research area of the otter-trawl sampling conducted by the R/V Kotaka-maru III and IV from April 1993 to March 1999.

Table 2-2. Number of hauls of the R/V Kotaka-maru III and IV otter-trawl research in each depth in each month from April 1993 to March 1996 in Tosa Bay, Pacific coast of southern Japan

Depth (m)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	total
55	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	9
65	2	1	0	1	1	1	2	2	2	2	2	2	18
75	2	1	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	19
85	3	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	30
95	3	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	30
105	3	1	2	2	2	3	3	2	3	3	3	3	30
115	3	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	30
125	3	1	2	2	2	3	3	3	2	3	3	3	30
135	3	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	32
145	3	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	32
165	3	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	31
185	2	2	2	2	2	2	3	3	2	3	3	3	29
200	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	18
250	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	18
Total	33	17	17	23	23	31	36	35	34	36	35	36	356

Table 2-3. Number of hauls of the R/V Kotaka-maru IV otter-trawl research in each depth in each month from April 1996 to March 1999 in Tosa Bay, Pacific coast of southern Japan

Depth (m)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	total
100	2	2	2	2	2	3	2	1	3	2	2	3	26
125	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2	3	27
150	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2	3	27
175	2	2	2	2	2	3	1	2	3	2	2	3	26
200	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2	3	27
250	2	2	3	2	2	3	2	2	3	2	2	3	28
300	2	2	2	2	2	3	1	1	3	2	2	3	25
350	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
400	1	0	0	1	1	2	1	1	2	1	0	1	11
500	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3
600	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	4
800	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	2	8
1,000	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	16	15	19	19	16	27	14	14	26	17	15	27	225

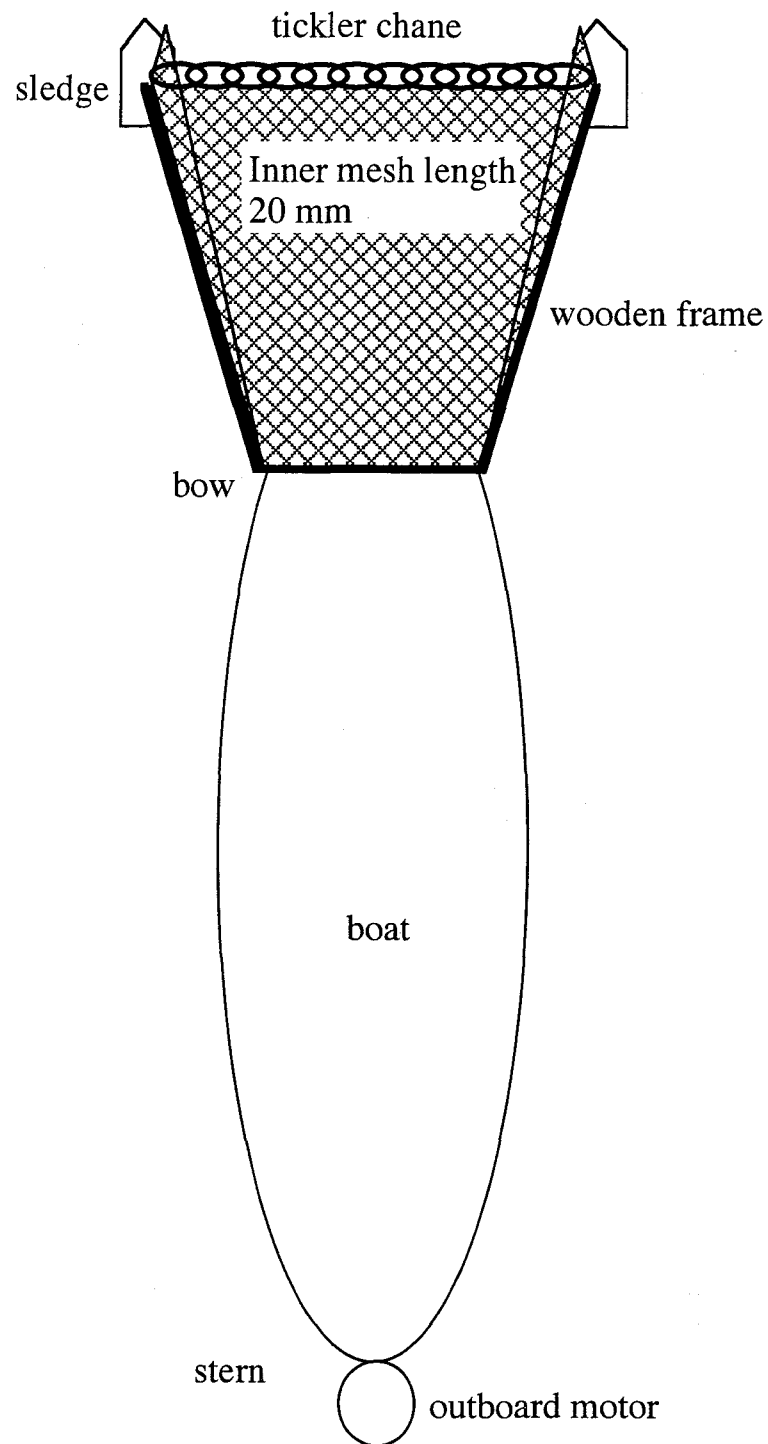


Fig. 2-4. Push net "Sade-ami" used for the research at Urado Bay.

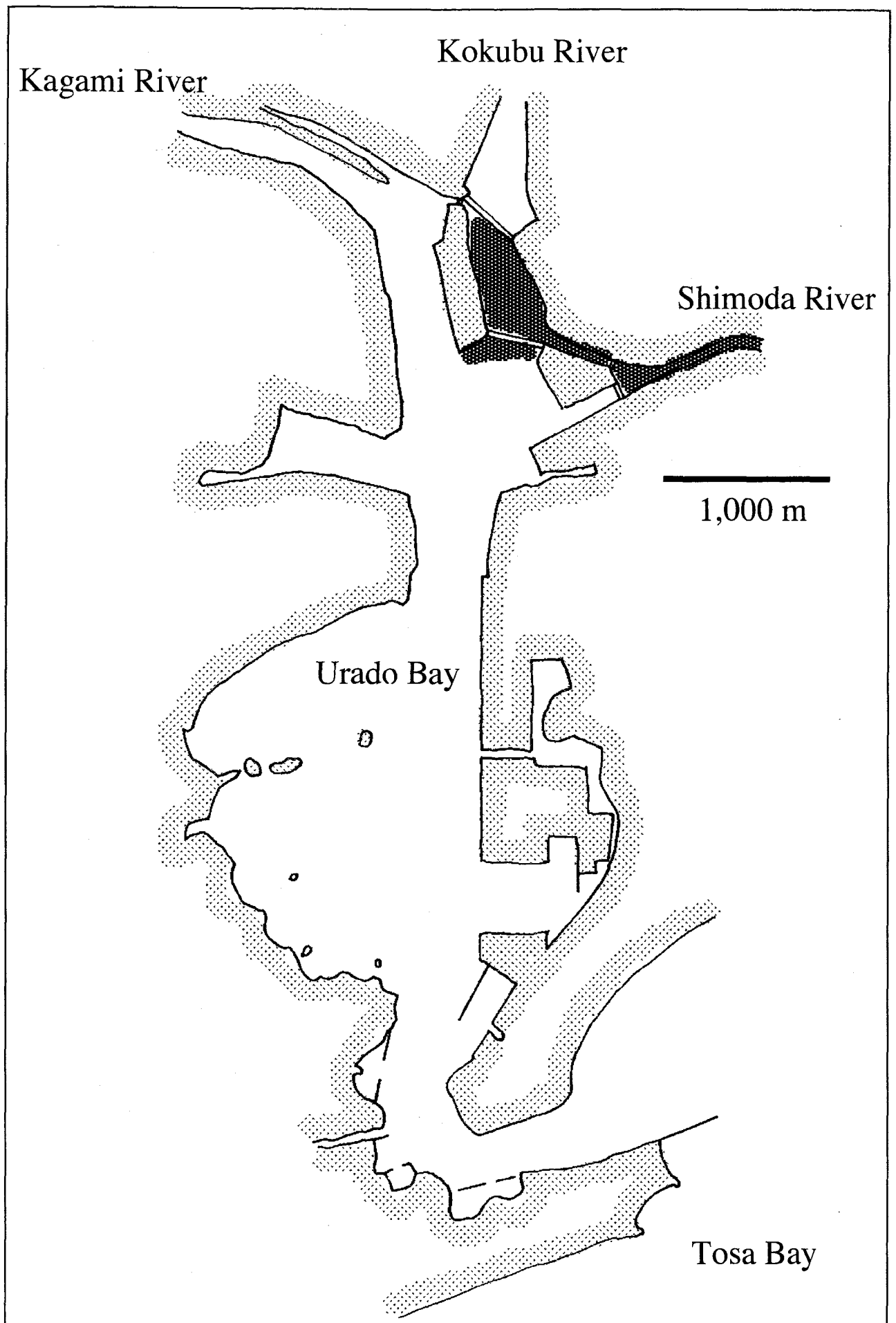


Fig. 2-5. Research area (shaded part) at Urado Bay in 1998.

の測定を行った。本研究では、調査水域内のクルマエビ科エビ類の分布水域を浦戸湾、大陸棚上部（水深 0～80m）、大陸棚下部（80～140m）、大陸斜面（140m 以深）に分けて示した。体サイズの表記には、頭胸甲における眼窩後縁から正中部後端までの頭胸甲長(CL mm)を用いた。

土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の多くが所属する御豊瀬漁協では、クルマエビ *Penaeus semisulcatus* とクルマエビを「くるまえび」、ヨシエビを「きえび」、アカエビ属 *Metapenaeopsis* やサルエビ属 *Trachysalambria* などの小型クルマエビ科を「小えび」として水揚げを集計している。2000 年の御豊瀬漁協における銘柄別の漁獲量および水揚げ金額の割合をみた。また、「小えび」の漁獲物組成を調べるため、1997 年 4～12 月に、御豊瀬漁協に水揚げされた「小えび」を毎月 1 回、5～10 kg を採集し、種の判別、個体数と重量の計測を行った。

結果

1. 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相

本研究では、小型底びき網漁船調査によって土佐湾の大陸棚上部から 31 種、調査船こたか丸 III および IV の調査によって土佐湾の大陸棚上部から 6 種、大陸棚下部から 8 種、大陸斜面から 5 種、浦戸湾河口域における叉手網調査では 6 種、合計 35 種のクルマエビ科エビ類が採集された。これらの種の調査別の採集個体数と重量、および採集水深と頭胸甲長範囲を Table 2-4 に示した。調査は水深 1,000m 間で行ったが、水深 400m より深い水域ではクルマエビ科エビ類はまったく採集されなかった。

ほとんどの種が大陸棚上部から採集され、ミマセアカエビ *Metapenaeopsis aegyptia*, アカエビ, キシエビ, シナアカエビ *M. sinica*, シラガサルエビ *Trachysalambria albicoma*, ナンセイサルエビ *T. nansei* の採集個体数が多かった。特にアカエビの採集個体数と重量が多く、大陸棚上部における最優占種であった。これらの種においては、小型の未成体から大型の成体までが採集された。テラオクルマ *Melicertus marginatus*, シナアカエビ, ツルギサケエビ *Parapenaeus fissuroides fissuroides*, トゲサケエビ *P. lanceolatus* は大陸棚下部にも棲息していた。

シロエビ *Metapenaeopsis lata* とミナミシロエビ *M. provocatrix owstoni* およびムツハサケエビ *Parapenaeus sextuberculatus* は大陸棚下部および大陸斜面に分布した。特に、

Table 2-4. Total number and weight of penaeid shrimps used in this study from Tosa Bay and Urado Bay, with depth range of the distribution and carapace length range

Species (Japanese name)	Tosa Bay								Urado Bay		Total		Depth range (m)	Carapace length range (mm)
	beam trawlers		R/V Kotaka-maru III, IV											
	upper continental shelf*		upper continental shelf*		lower continental shelf*		continental slope*							
	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)				
1 <i>Atypopenaeus stenodactylus</i> (Maimai-ebi)	4 (0.00)	0.90 (0.00)									4 (0.00)	0.90 (0.00)	45-55	6.6-8.0
2 <i>Marsupenaeus japonicus</i> (Kuruma-ebi)	26 (0.01)	1,133.83 (0.32)							275 (12.92)	206.40 (4.03)	301 (0.05)	1,340 (0.12)	0.5-75	4.7-63.7
3 <i>Melicertus latisulcatus</i> (Futomizo-ebi)	11 (0.00)	378.80 (0.11)							9 (0.42)	9.10 (0.18)	20 (0.00)	388 (0.04)	0.5-35	12.6-50.4
4 <i>M. marginatus</i> (Terao-kuruma)	18 (0.01)	32.90 (0.01)			2 (0.00)	114.00 (0.05)					20 (0.00)	147 (0.01)	5-115	7.9-61.8
5 <i>Metapenaeopsis acclivis</i> (Tora-ebi)	151 (0.06)	346.65 (0.10)									151 (0.03)	347 (0.03)	35-65	13.0-20.5
6 <i>M. aegyptia</i> (Mimase-aka-ebi)	23,336 (9.75)	36,640.80 (10.33)									23,336 (4.25)	36,641 (3.34)	25-75	3.1-18.2
7 <i>M. barbata</i> (Aka-ebi)	62,502 (26.12)	128,853.49 (36.34)	545 (46.15)	2,089.70 (64.66)							63,047 (11.49)	130,943 (11.94)	5-75	3.3-26.3
8 <i>M. dalei</i> (Kishi-ebi)	47,470 (19.84)	49,618.12 (14.00)	9 (0.76)	18.50 (0.57)	3 (0.00)	4.30 (0.00)					47,482 (8.65)	49,641 (4.53)	5-100	3.0-17.2
9 <i>M. dura</i> (Tsunosori-aka-ebi)	8,917 (3.73)	10,770.92 (3.04)									8,917 (1.62)	10,771 (0.98)	5-55	5.2-23.5
10 <i>M. gallensis</i> (Gin-yo ebi)	71 (0.03)	39.20 (0.01)									71 (0.01)	39 (0.00)	15-55	4.7-11.4
11 <i>M. lamellata</i> (Hokkoku-ebi)	1 (0.00)	2.70 (0.00)									1 (0.00)	3 (0.00)	15	11.8
12 <i>M. lata</i> (Shiro-ebi)	1 (0.00)	0.20 (0.00)			2,128 (3.07)	2,094.70 (0.86)	5,316 (2.25)	9,220.70 (1.88)			7,445 (1.36)	11,316 (1.03)	65-250	8.6-24.3
<i>M. lata</i> and <i>M. provocatria owstoni</i> ** (Shiro-ebi and Minami-shiro-ebi)	147 (0.06)	43.70 (0.01)	505 (42.76)	606.25 (18.76)	66,859 (96.30)	239,309.40 (98.69)	230,371 (97.30)	479,475.07 (97.56)			297,882 (54.28)	719,434 (65.59)	45-300	-
13 <i>M. mogiensis mogiensis</i> (Mogi-ebi)	694 (0.29)	621.54 (0.18)									694 (0.13)	622 (0.06)	15-55	5.6-20.3
14 <i>M. palmensis</i> (Minami-aka-ebi)	341 (0.14)	830.79 (0.23)									341 (0.06)	831 (0.08)	15-55	5.0-21.3
15 <i>M. provocatria owstoni</i> (Minami-shiro-ebi)	1,185 (0.50)	1,153.73 (0.33)			114 (0.16)	155.00 (0.06)	879 (0.37)	1,017.00 (0.21)			2,178 (0.4)	2,326 (0.21)	45-300	4.7-23.5
16 <i>M. sinica</i> (Shina-aka-ebi)	34,797 (14.54)	57,783.12 (16.30)	49 (4.15)	144.20 (4.46)	158 (0.23)	412.00 (0.17)					35,004 (6.38)	58,339 (5.32)	25-115	2.9-21.4
17 <i>M. toloensis</i> (Mizo-tora-ebi)	2,412 (1.01)	4,251.72 (1.20)									2,412 (0.44)	4,252 (0.39)	15-75	3.3-20.2
18 <i>Metapenaeus ensis</i> (Yoshi-ebi)	9 (0.00)	174.60 (0.05)							1,480 (69.55)	4,315.30 (84.34)	1,489 (0.27)	4,490 (0.41)	0.5-55	3.5-34.7
19 <i>M. intermedius</i> (Tosa-ebi)	7 (0.00)	181.30 (0.05)									7 (0.00)	181 (0.02)	15-45	25.5-38.7
20 <i>M. moyebi</i> (Mo-ebi)									352 (16.54)	542.10 (10.60)	352 (0.06)	542 (0.05)	0.5	6.5-22.5
21 <i>Parapenaeopsis cornuta</i> (Chikugo-ebi)	1,890 (0.79)	1,857.00 (0.52)									1,890 (0.34)	1,857 (0.17)	5-15	4.9-30.9
22 <i>P. tenella</i> (Subesube-ebi)	7 (0.00)	2.20 (0.00)									7 (0.00)	2 (0.00)	15	6.6-8.8
23 <i>Parapenaeus fissuroides</i> (Tsurugi-sake-ebi)	85 (0.04)	147.52 (0.04)	68 (5.76)	368.50 (11.40)	21 (0.03)	109.70 (0.05)					174 (0.03)	626 (0.06)	65-100	15.1-30.8
24 <i>P. fissurus</i> (Sake-ebi)							13 (0.01)	115.10 (0.02)			13 (0.00)	115 (0.01)	145-250	14.3-32.9
25 <i>P. lanceolatus</i> (Toge-sake-ebi)	1 (0.00)	2.20 (0.00)			141 (0.20)	293.60 (0.12)					142 (0.03)	296 (0.03)	65-105	9.7-21.2
26 <i>P. longipes</i> (Ashinaga-sake-ebi)	1 (0.00)	0.50 (0.00)	2 (0.17)	1.80 (0.06)							3 (0.00)	2 (0.00)	55-75	8.2-13.8
27 <i>P. sextuberculatus</i> (Mutsuha-sake-ebi)					1 (0.00)	3.00 (0.00)	2 (0.00)	14.40 (0.00)			3 (0.00)	17 (0.00)	135-200	10.3-25.8
28 <i>Penaeopsis eduardoi</i> (Benigara-ebi)							177 (0.07)	1,625.50 (0.33)			177 (0.03)	1,626 (0.15)	280-400	10.7-33.9
29 <i>Penaeus monodon</i> (Ushi-ebi)									6 (0.28)	37.50 (0.73)	6 (0.00)	38 (0.00)	0.5	9.7-17.4
30 <i>P. semisulcatus</i> (Kuma-ebi)	17 (0.01)	1,324.10 (0.37)							6 (0.28)	6.00 (0.12)	23 (0.00)	1,330 (0.12)	0.5-75	9.8-49.7
31 <i>Trachypenaeopsis richtersi</i> (Saru-ebi-modoki)	2 (0.00)	1.00 (0.00)									2 (0.00)	1 (0.00)	5	6.3-9.3
32 <i>Trachysalambria albicoma</i> (Shiraga-saru-ebi)	30,224 (12.63)	32,096.98 (9.05)									30,224 (5.51)	32,097 (2.93)	5-55	5.1-26.7
33 <i>T. curvirostris</i> (Saru-ebi)	9,300 (3.89)	13,216.73 (3.73)									9,300 (1.69)	13,217 (1.20)	5-75	4.5-27.9
34 <i>T. longipes</i> (Oki-saru-ebi)	3,436 (1.44)	4,546.05 (1.28)	3 (0.25)	2.90 (0.09)							3,439 (0.63)	4,549 (0.41)	35-75	4.6-31.6
35 <i>T. sp.</i> (Nansei-saru-ebi)	12,223 (5.11)	8,481.32 (2.39)									12,223 (2.23)	8,481 (0.77)	25-75	5.4-22.3
Total	239,285	354,534.60	1,181	3,232	69,427	242,496	236,758	491,468	2,128	5,116	548,779	1,096,846.32		
Total number of species	31		6		8		5		6		35			

* Upper continental shelf, lower continental shelf and continental slope denote 0-80 m, 80-140 m, 140-1,000 m depth, respectively.

** Many specimens of *Metapenaeopsis lata* and *M. provocatria owstoni* are still unidentified due to the complexity of identification for similarity of petasma of the two species.

シロエビとミナミシロエビの採集個体数は圧倒的に多く、小型の未成熟個体から大型の成熟個体までが採集された。これら2種の一般的な外部形態と色彩は酷似しており、判別のためには生殖器の形態の観察が必要である。thelycum による雌の種判別は容易であるが、雄では petasma を解剖して内部形態を精査する必要がある、同定作業が非常に煩雑である。本研究では両種が混ざって大量に採集されたことから、多くの標本について未同定となっている。サケエビ *P. fissurus* とベニガラエビ *Penaeopsis eduardoi* は大陸斜面のみに棲息した。

浦戸湾内ではクルマエビ、ヨシエビ、モエビが多かった。モエビとウシエビ *Penaeus monodon* は浦戸湾以外における採集はなかった。

大陸棚上部の水深 50~80m の3つの水深帯では、小型底曳き網漁船による夜間のビームトロールと調査船こたか丸による昼間のオッタートロールの両方を行い、アカエビ、キシエビ、シロエビとミナミシロエビ、シナアカエビ、ツルギサケエビ、アシナガサケエビ *Parapenaeus longipes*、オキサルエビ *Trachysalambria longipes* が共通して採集された。それらの一曳網あたりの採集個体数は、アカエビ、キシエビ、シロエビとミナミシロエビ、シナアカエビ、オキサルエビにおいて前者の調査の方が多く、特にアカエビ、キシエビ、シナアカエビ、オキサルエビでその差は激しかった(Table 2-5)。

複数の水深区分から採集された種では、水深区分によって体サイズが異なることがあった(Table 2-4)。クルマエビでは、浦戸湾河口域で採集された275個体が CL 4.7~21.2 mm、大陸棚上部で採集された26個体は CL 25.1~63.7 mm であった。フトミゾエビでは、浦戸湾河口域で採集された9個体が CL 12.6~13.6 mm、大陸棚上部で採集された11個体は CL 16.5~50.4 mm であった。ヨシエビでは、浦戸湾河口域で採集された1,480個体が CL 3.5~28.9 mm、大陸棚上部で採集された9個体は CL 26.6~34.7 mm であった。クマエビでは、浦戸湾河口域から採集された6個体が CL 9.8~12.6 mm、大陸棚上部から採集された17個体は CL 29.2~49.7 mm であった。このように、これらの種では浦戸湾河口域で採集されたものより大陸棚上部で採集されたものの方が大きかった。また、テラオクルマでは、大陸棚上部で採集された18個体の体サイズが CL 7.9~33.6 mm、大陸棚下部で採集された2個体では CL 49.9 mm および 61.8 mm であり、大陸棚上部で採集されたものより大陸棚下部で採集されたものの方が大きかった。

小型の未成体または大型の成体のみの採集にとどまった種もあった。トサエビ *Metapenaeus intermedius* は大陸棚上部で CL 25.5~38.7 mm の7個体の成体が採集され

Table 2-5. Number per haul of the species which were caught by the shrimp beam-trawl research and the R/V Koraka-maru research from the depth range of 50-80 m

Species	Shrimp beam-trawl	R/V Kotaka-maru otter-trawl
	Nighttime	Daytime
<i>Metapenaeopsis barbata</i>	199.4	11.8
<i>M. dalei</i>	36.9	0.2
<i>M. lata</i> and <i>M. provocatrix owstoni</i>	19.8	11.0
<i>M. sinica</i>	396.5	1.1
<i>Parapenaeus fissuroides</i>	1.3	1.1
<i>P. longipes</i>	0.0	0.0
<i>Trachysalambria longipes</i>	35.7	0.1

たが、小型の未成体はどの調査水域でも採集されなかった。ウシエビは浦戸湾河口域において CL 9.7~17.4 mm の 6 個体の未成体が採集されたが、大型の成体はどの水域からも採集されなかった。ツルギサケエビ、サケエビ、トゲサケエビでは、生殖器以外の形態による同定は非常に難しく、生殖器の完成していない小型の未成体は未同定となっている。

マイマイエビ *Atypopenaeus stenodactylus*, ホッコクエビ *Metapenaeopsis lamellata*, スベスベエビ *Parapenaeopsis tenella*, サルエビモドキ *Trachypenaeopsis richtersii* など、調査期間を通じてわずかな個体数が採集されただけの種もあった。

2. 土佐湾の小型底曳き網漁業で漁獲されるクルマエビ科エビ類

2000 年における御豊瀬漁協の小型底びき網漁業の総水揚げ量は 185 トン、水揚げ金額は 6,563 万円であった。これに占めるエビ類の割合は、「小えび」で重量の 23.5% および金額の 38.7%, 「くるまえび」で重量の 1.5% および金額の 18.7%, 「きえび」で重量の 0.4% および金額の 2.8% であった (Fig. 2-6)。ここで示した「その他」は、ヒラメ、ヒメジ、チダイ、カイワリ、ネズツボ類、カナガシラ類などの底棲性の魚類やコウイカ類であった。

「小えび」の種組成を調べたところ、アカエビが重量・個体数とも最大で、次いで重量ではシラガサルエビ、ツノソリアカエビ *Metapenaeopsis dura*, シナアカエビ、オキサルエビ、サルエビ、キシエビの順で、個体数ではツノソリアカエビ、シラガサルエビ、キシエビ、シナアカエビ、サルエビ、オキサルエビの順で大きかった (Fig. 2-7)。その他に、チクゴエビ *Parapenaeopsis cornuta*, ミマセアカエビ, ミナミアカエビ *Metapenaeopsis palmensis*, トラエビ, ナンセイサルエビ, モギエビ *M. mogiensis mogiensis*, ミゾトラエビ *M. toloensis*, ヨシエビもわずかに含まれていた。

考察

1. 土佐湾周辺におけるクルマエビ科エビ類の分布の特徴と他水域との比較

通山・林 (1982) は、土佐湾から 26 種のクルマエビ科を報告していた。その時点では、ミゾトラエビとギンヨウエビ *Metapenaeopsis gallensis* では我が国周辺における分布が確認されておらず (林, 1992 ; Sakaji and Hayashi, 1997), ツルギサケエビ, シ

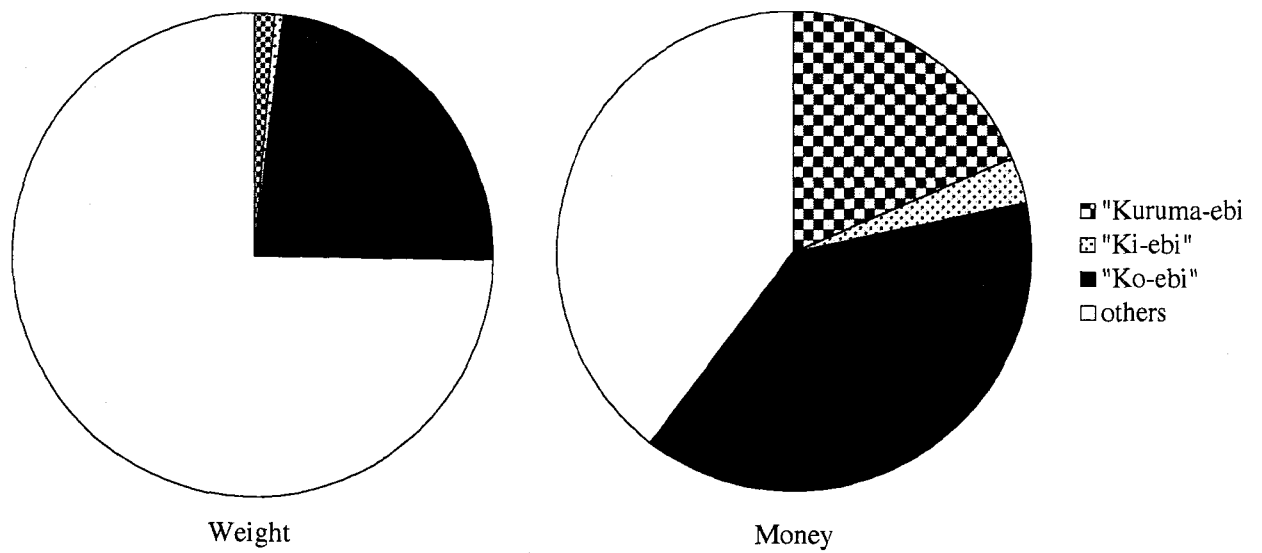


Fig. 2-6. Portions of penaeid shrimps in catch weight and money in 2000 in beam trawlers (Mimase Fisheries Cooperative Association) operating at Tosa Bay. "Kuruma-ebi" includes *Marsupenaeus japonicus* and *Penaeus semisulcatus* ; "Ki-ebi" includes mainly *Metapenaeus ensis* ; "Ko-ebi" includes *Metapenaeopsis* and *Trachysalambria* species; and fishes are included in others.

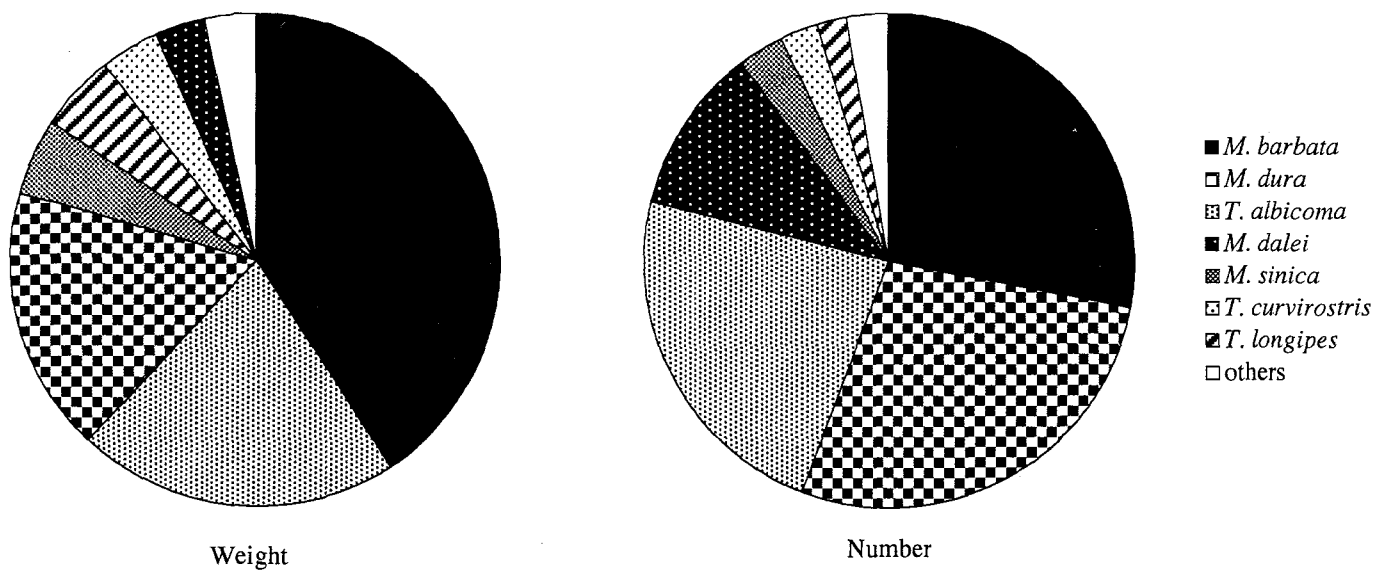


Fig. 2-7. Species composition in weight and number of "Ko-ebi" shrimps taken from Mimase fish market in 1997.

ナアカエビ, ミマセアカエビ, ナンセイサルエビも未記載種であった(Crosnier, 1985; Liu and Zhong, 1988; Galil and Golani, 1990; Sakaji and Hayashi, submitted). 本研究では, 土佐湾においてこれら 6 種と, ホッコクエビ, モギエビ, サルエビモドキの合計 9 種を新たに確認した.

土佐湾で新たに確認された 9 種は, いずれもインド-西太平洋区の熱帯・亜熱帯水域を中心に広く分布する(Crosnier, 1985; 1991; 林, 1992; Crosnier, 1994; Sakaji and Hayashi, submitted). モギエビは 4 亜種に分かれ, 我が国周辺のものが 1 亜種を形成する(Crosnier, 1991). サケエビも 3 亜種に分かれ, 西太平洋のものが 1 亜種を形成することが明らかにされ, この亜種はサケエビやムツハサケエビとしばしば混同されてきた(Crosnier, 1985). サルエビモドキは, 土佐湾以外の我が国沿岸では遠州灘と伊豆大島から報告されているのみであり(Kubo, 1949; 林, 1992), 本研究でも 2 個体が採集されただけの稀種である. このように, 土佐湾におけるクルマエビ科エビ類は 35 種となり, これまでの報告より大きく増加した.

本研究では, 水深 50~80m におけるアカエビ, キシエビ, シナアカエビ, オキサルエビの一網あたり採集個体数は, オッタートロールよりビームトロールで非常に多かった. しかし, オッタートロールではビームトロールよりコッドエンド目合が細かく, 網口間隔も広がったことから, 他の条件が同じであればエビ類の採集個体数はオッタートロールの方が多くなるように思われる. 一方, クルマエビ科の多くは夜行性であり, 昼間には底質中に潜る(阪地, 1995). 土佐湾中央部においてこたか丸によって昼間に行われたビームトロールとオッタートロールの漁獲物組成を検討した研究では, エビ類の採集個体数は 100m 以浅ではどちらも少なく, 両者に大きな差はなかった(堀川・通山, 1984). 本研究では, オッタートロールが昼間行われたのに対し, ビームトロールは夜間に行われた. このような調査時間の違いが, 水深 50~80m においてビームトロールでの採集個体数が多いという結果を導いたものと考えられた.

大陸棚上部において, アカエビやキシエビなどの多くの種では, CL 3.0~5.0 mm 程度の未成体から成熟した大型個体までが同所的に採集された. 飼育によるポストラバの体サイズはアカエビで CL 0.838 mm (Ronquillo and Saisho, 1997), キシエビで CL 1.03~1.51 mm (Choi and Hong, 2001)と報告されていることから, これらの種は着底以降の生活史のほとんどを親と同じ大陸棚上部で過ごすと考えられた. 同様に, シロエビとミナミシロエビは大陸棚下部から大陸斜面で, ベニガラエビは大陸斜面で, モエ

ビは浦戸湾内で、それぞれ着底以後を過ごすと考えられた。

クルマエビ、フトミゾエビ *Melicertus latisulcatus*、ヨシエビ、クマエビでは、浦戸湾河口部で小型の未成体が、大陸棚上で大型の成体が採集されたことから、成長ともなう浦戸湾から外海への移動が考えられた。我が国周辺のクルマエビは干潟に着底し、成長とともに外海に移動することが知られている（倉田，1973）。土佐湾周辺のクルマエビでも同様の移動が確認された。フトミゾエビでは採集数が少なかったものの、やはり同様の移動を行うと考えられた。ヨシエビでも同様の移動が考えられたが、浦戸湾内部で行われる刺網などの漁業で成体が水揚げされることから、成体となった後も浦戸湾内に残るか、土佐湾と浦戸湾を往来すると考えられた。

本研究では、大陸棚上部におけるクルマエビとヨシエビの採集個体数は少なかったが、土佐湾中央部の大陸棚上で操業する小型底びき網漁船はそれぞれ年間数トンの水揚げしている（高知県水産試験場，1999）。土佐湾の沿岸部には干潟が少ないため、浦戸湾河口域は土佐湾周辺のクルマエビやヨシエビなどの生育場として非常に重要であると考えられた。

クルマエビやヨシエビと同様に、クマエビでも稚エビは土佐湾大陸棚上には棲息していないと考えられた。浦戸湾河口域におけるクマエビ稚エビの採集数はクルマエビやヨシエビに比べ非常に少なかったが、土佐湾で操業する小型底びき網漁船による本種の漁獲量はこれら 3 種中で最大である（高知県水産試験場，1999）。したがって、クマエビ稚エビの主要な生育場は浦戸湾河口域の調査水域以外にあり、成長とともに土佐湾に移動すると考えられた。通山（1981）は、本研究の調査水域に近い浦ノ内湾のアオサ場で(Fig. 2-1)、多数の本種の稚エビ（体長 5～60 mm）を採集している。浦ノ内湾には常時流入する河川が無いことから（宗景・木村，1985）、河川水の影響を強く受ける浦戸湾とはかなり異なった環境を有すると考えられる。クマエビ稚エビの生育場は、浦ノ内湾のような河川水の影響の少ない内湾なのかもしれない。瀬戸内海でも、CL 5～20 mm の個体が内湾のアマモ場で採集されている（八柳・前川，1956a）。

トサエビでは、大陸棚上部において採集された最小個体の体サイズが CL 25.5 mm であったことから、未成体は成体とは別の場所に分布すると思われるが、採集個体数の少なさのため詳細は不明である。

ウシエビでは、浦戸湾河口部で叉手網によって採集された個体は未成体であったが、本調査とは別に浦戸湾において刺し網によって 6 個体の大型個体(CL 41.2～57.1 mm)

が採集されている（阪地，未発表資料）。また，土佐湾で操業する小型底びき網漁船により，大型個体が市場に水揚げされている（高知県水産試験場，1999）。したがって，ヨシエビと同様に本種は浦戸湾を生育場とし，成長すると浦戸湾と土佐湾の間を移動すると考えられた。ただし，浦戸湾奥部における稚エビの採集数が少なかったことから，クマエビと同様に生育場は浦戸湾河口域以外の内湾である可能性もある。

テラオクルマでは，成長とともに大陸棚上部から大陸棚下部に移動すると考えられた。本種は，我が国沿岸では土佐湾（通山・林，1982）の他，愛知県沖（Kubo，1949）や和歌山県串本沖（阪本・林，1977）といった黒潮の影響の強い水域から報告されている。通山他（1991）は，薩南から都井岬沖の黒潮本流周辺においてプランクトンネットの表層曳きによって CL 2.0～9.6 mm の未成体を採集したことから，本種の浮遊期は非常に長く，外洋を広範囲に分散するとした。したがって，本種の稚エビは外洋を広範囲に分散した後に外海に面した大陸棚上部に着底し，成長とともに深所に移動し，成体は水深 100m 前後の大陸棚下部に生息すると考えられた。

以上のように，調査水域内の海洋環境とエビ類の成長に伴う移動から，土佐湾に棲息するクルマエビ科エビ類の稚エビ期以降の分布は，次の 5 タイプにまとめられる（Table 2-6）。

（1）干潟（Estuary）型：浦戸湾のような半閉鎖的な内湾で稚エビ以降の生活史を全うし，成体となっても外海に出ない。モエビがこの型に属する。

（2）干潟-上部大陸棚（Estuary - Upper continental shelf）型：内湾を稚エビの生育場とし，成長とともに外海に出てゆく。クルマエビ，フトミゾエビ，ヨシエビ，ウシエビ，クマエビがこの型に属し，外海で小型の未成体が採集されなかったトサエビもこの型である可能性が高い。ヨシエビとウシエビは成体となった後に内湾に戻るものもある。

（3）大陸棚（Continental shelf）型：着底後から死亡するまで大陸棚上に分布する。マイマイエビ，テラオクルマ，トラエビ，ミマセアカエビ，アカエビ，キシエビ，ツノソリアカエビ，ギンヨウエビ，ホッコクエビ，モギエビ，ミナミアカエビ，シナアカエビ，ミゾトラエビ，チクゴエビ，スベスベエビ，ツルギサケエビ，トゲサケエビ，アシナガサケエビ，サルエビモドキ，シラガサルエビ，サルエビ，オキサルエビ，ナンセイサルエビの 23 種がこの型に属する。このうち，シナアカエビとツルギサケエビは大陸棚上部と下部の両方に棲息し，トゲサケエビは大陸棚下部に棲息する。テラオクルマは稚エビ期に大陸棚上部に棲息するが，成長とともに大陸棚下部に移動すると

Table 2-6. Distribution type of penaeid shrimps in Tosa Bay

Distribution type after settlement	species	
Estuary	<i>Metapenaeus</i>	<i>moyebi</i>
	<i>Marsupenaeus</i>	<i>japonicus</i>
	<i>Melicertus</i>	<i>latisulcatus</i>
Estuary - Upper continental shelf	<i>Metapenaeus</i>	<i>ensis</i>
	<i>M.</i>	<i>intermedius*</i>
	<i>Penaeus</i>	<i>monodon</i>
	<i>P.</i>	<i>semisulcatus</i>
	<i>Atyppopenaeus</i>	<i>stenodactylus</i>
	<i>Melicertus</i>	<i>marginatus</i>
	<i>Metapenaeopsis</i>	<i>acclivis</i>
	<i>M.</i>	<i>aegyptia</i>
	<i>M.</i>	<i>barbata</i>
	<i>M.</i>	<i>dalei</i>
	<i>M.</i>	<i>dura</i>
	<i>M.</i>	<i>gallensis</i>
	<i>M.</i>	<i>lamellata</i>
	<i>M.</i>	<i>mogiensis mogiensis</i>
Continental shelf	<i>M.</i>	<i>palmensis</i>
	<i>M.</i>	<i>sinica</i>
	<i>M.</i>	<i>toloensis</i>
	<i>Parapenaeopsis</i>	<i>cornuta</i>
	<i>P.</i>	<i>tenella</i>
	<i>Parapenaeus</i>	<i>fissuroides</i>
	<i>P.</i>	<i>lanceolatus</i>
	<i>P.</i>	<i>longipes</i>
	<i>Trachypenaeopsis</i>	<i>richtersii</i>
	<i>Trachysalambria</i>	<i>albicoma</i>
	<i>T.</i>	<i>curvirostris</i>
	<i>T.</i>	<i>longipes</i>
	<i>T.</i>	<i>sp.</i>
Continental shelf - Continental slope (mainly continental slope)	<i>Metapenaeopsis</i>	<i>lata</i>
	<i>M.</i>	<i>provocatria owstoni</i>
	<i>Parapenaeus</i>	<i>sextuberculatus</i>
Continental slope	<i>P.</i>	<i>fissurus</i>
	<i>Penaeopsis</i>	<i>eduardoi</i>

* The arrangement of the species to this type remains in a query for juveniles were not collected.

考えられた。本種は稚エビとなった後にも浮遊分散を行うことから（通山他，1991），他の種と区別した方がよいと考えられるが，本研究では浮遊期を取り扱っていないため大陸棚型に含めた。残りの19種は成体，未成体とも大陸棚上部のみに棲息する。

（4）大陸棚-大陸斜面(Continental shelf - Continental slope)型：着底から死亡まで大陸棚および大陸斜面に分布する。シロエビ，ミナミシロエビ，ムツハサケエビがこの型に属するが，いずれも大陸斜面に分布の中心があると考えられる。

（5）大陸斜面(Continental slope)型：着底から死亡まで大陸斜面に分布する。サケエビとベニガラエビがこの型に属する。ベニガラエビの分布水深が最も深いと考えられるが，水深400mより深所には分布しない。

通山・林（1982）は，土佐湾におけるエビ類の鉛直分布を水深によってA～Fの6つのグループに分けた。これらのうち，クルマエビ科を含まないF（水深600～1000m）を除くと，A（0～40m）・B（20～80m）それぞれが本研究における干潟型・干潟-上部大陸棚型・大陸棚型の種を，C（40～100m）が大陸棚型の種を，D（80～250m）が大陸棚-大陸斜面型の種を，E（250～500m）が大陸斜面型の種を含んでいる。このグループ分けでは，水深0～250mまでのA～Dは水深範囲が重複しており，それらの区分はやや曖昧である。また，浦戸湾のような内湾における分布も考慮されていない。

Dall *et al.* (1990) はクルマエビ科エビ類の生活史パターンを次の4つに分けた：Type 1，汽水域で一生を過ごす；Type 2，汽水域で稚エビ期を過ごして成長とともに外海に出る；Type 3，比較的塩分の高い内湾で稚エビ期を過ごして成長とともに外海に移動する；Type 4，着底後は外海で過ごす。本研究における分布パターンをこれに対応させると，Type 1と干潟型は等しく，Type 2, 3は干潟-上部大陸棚型に含まれ，Type 4は大陸棚型，大陸棚-大陸斜面型，大陸斜面型を含む。つまり，本研究の分布パターンはDall, *et al.* (1990)のType 2, 3を1つにまとめ，Type 4を3つに細分していることになる。

本研究における結果をDall, *et al.* (1990)の生活史パターンに対応させると，クルマエビはType 2に属することは明らかであるが，採集個体数の少ないフトミゾエビ，トサエビ，ウシエビ，クマエビの主な生育場は明らかではなかったため，その生活史パターンをType 2または3であると確定できない。また，ヨシエビとウシエビは成体となった後も内湾と外海の往来を行うと考えられることから，Dall, *et al.* (1990)の生活史パターンのいずれにも含まれない。このようなことから，本研究ではType 2, 3を

一つにまとめて干潟-上部大陸棚型とした。また、大陸棚型と大陸斜面型の分布域は全く重ならないことから、Dall, *et al.* (1990)の Type 4 に含まれる両者を区別した。さらに、大陸棚-大陸斜面型の分布域は大部分大陸斜面型に含まれるが、大陸棚上にも分布することは大きな違いと考え、これも区別した。このように、本研究におけるクルマエビ科の分布区分は、これまでのものより分布の特徴をよく表していると考えられた。

我が国周辺の他水域におけるクルマエビ科エビ類の種数は、笠岡湾 11 種 (安田, 1958), 和歌山県沿岸 17 種 (阪本・林, 1977), 徳島県沿岸 13 種 (上田, 1992, 1996), 大阪湾 9 種 (林, 1974), 東京湾 5 種 (中田, 1988), 仙台湾 3 種 (小坂, 1972), 八代海 15 種 (肥後・符, 1988), 有明海 16 種 (池松, 1963), 油谷湾 15 種 (小嶋・花淵, 1981), 七尾湾 8 種 (Motoh, 1972), 北海道 4 種 (駒井他, 1992) である。これらの水域の多くは比較的浅い内湾であるので、比較のために土佐湾では大陸棚-大陸斜面型および大陸斜面型を除いた種数をあげると、30 種となる。大阪湾では記録されている 9 種の他にも数種が分布するなど (大阪府水試, 有山啓之博士私信), 実際に各水域に分布する種はもう少し多いと推定されることを考慮しても、土佐湾の大陸棚以浅に生息するクルマエビ科エビ類の種数はきわめて多い (Table 2-7)。

これらの水域の底層水温の季節変化をみると、年間最低水温が 15℃以上となるのは土佐湾の大陸棚のみであり、他の水域では 10℃以下となる (Fig. 2-8)。土佐湾大陸棚が黒潮の影響を強く受けるのに対し、ほぼ同緯度の瀬戸内海や有明海は半閉鎖的な内湾であり、冬季には気温の影響で日本海の七尾湾と同じように水温が 10℃前後まで低下する。親潮の影響を強く受ける仙台湾はさらに寒冷な環境にあり、年間最高水温は 20℃に達せず、最低水温は 7℃程度となる。

クルマエビ科の分布の中心は熱帯の浅海域にあり、年間最低水温が 15℃以下となる水域では種数は大幅に減少する (Dall, *et al.*, 1990; Dall, 1991)。我が国周辺の大陸棚型クルマエビ科の水平分布は、この説によってうまく説明することができる。すなわち、土佐湾は多くの大陸棚型クルマエビ科の主要分布域の北限に近く、テラオクルマ、ミマセアカエビ、ツノソリアカエビ、ギンヨウエビ、モギエビ、ミナミアカエビ、シナアカエビ、ミゾトラエビ、トサエビ、サルエビモドキ、シラガサルエビ、オキサルエビ、ナンセイサルエビは、水温 15℃以下の期間が数ヶ月も続く我が国周辺の内湾域には棲息できない場合が多いと考えられる。

Table 2-7. The local faunas of penaeid shrimps in Japanese waters

Species distributed in Japan	Localities (Reference)												
	Tosa Bay (present report)	Kasaoka Bay (Yasuda, 1958)	Wakayama Pref. (Sakamoto and Hayashi, 1977)	Tokushima Pref. (Ueta, 1992)	Osaka Bay (Hayashi, 1974)	Tokyo Bay (Nakata, 1988)	Sendai Bay (Kosaka, 1972)	Yatsushiro Sea (Higo and Fu, 1988)	Ariake Sea (Ikematsu, 1963)	Yuya Bay (Kojima and Hanabuchi, 1981)	Nanao Bay (Motoh, 1972)	Hokkaido (Komai <i>et al.</i> , 1992)	Others*
<i>Atypopenaeus stenodactylus</i>	•	•	•	•	•			•	•	•			
<i>Fenneropenaeus chinensis</i>													a, b
<i>indicus</i>													c
<i>Heteropenaeus longimanus</i>													d, e
<i>Marsupenaeus japonicus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
<i>Melicertus canaliculatus</i>													e, f
<i>latisulcatus</i>	•		•					•	•	•	•		
<i>longistylus</i>													f
<i>marginatus</i>	•		•										
<i>Metapenaeopsis acclivis</i>	•	•	•	•	•	•		•	•	•			
<i>aegyptia</i>	•												
<i>barbata</i>	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•		
<i>dalei</i>	•		•	•	•		•	•	•	•		•	
<i>dura</i>	•												
<i>gallensis</i>	•												
<i>lamellata</i>	•	•		•				•	•	•	•	•	
<i>lata</i>	•			•									
<i>mogiensis mogiensis</i>	•								•				
<i>palmensis</i>	•		•										
<i>provocatria owstoni</i>	•		•							•			
<i>sinica</i>	•												
<i>toloensis</i>	•												
<i>Metapenaeus ensis</i>	•	•	•	•	•			•	•	•	•		
<i>joyneri</i>		•						•	•				
<i>intermedius</i>	•		•					•	•	•			
<i>moyebi</i>	•	•	•					•	•	•	•		
<i>Parapenaeopsis cornuta</i>	•								•				
<i>tenella</i>	•	•	•	•	•	•		•	•	•			
<i>Parapenaeus fissuroides fissuroides</i>	•												
<i>fissurus</i>	•		•										
<i>lanceolatus</i>	•			•									
<i>longipes</i>	•		•										
<i>murrayi</i>	•												g, h
<i>sextuberculatus</i>	•												
<i>Penaeopsis eduardoi</i>	•												
<i>Penaeus monodon</i>	•			•				•	•				
<i>semisulcatus</i>	•	•	•	•				•	•	•	•		
<i>Trachypenaeopsis richtersi</i>	•												
<i>Trachysalambria albicoma</i>	•												
<i>curvirostris</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
<i>longipes</i>	•												
<i>sp.</i>	•												
Number of species	35	11	17	13	8	5	3	15	16	15	8	4	-

* Alphabetic characters in "Others" of "Localities (Reference)" denote as follows; a, Suo-nada (Hara, *et al.*, 1969); b, Ariake Sea (Nakajima, 1987); c, Hyuga-nada and Lake Hamana (Hayashi *et al.*, 1992); d, Okinawa (Kamezaki, *et al.*, 1988); e, Okinawa (Hayashi, 1992); f, Okinawa (Tamashiro, *et al.*, 1989); g, Kushikino (Hayashi, 1992); h, Maisaka (Kubo, 1949).

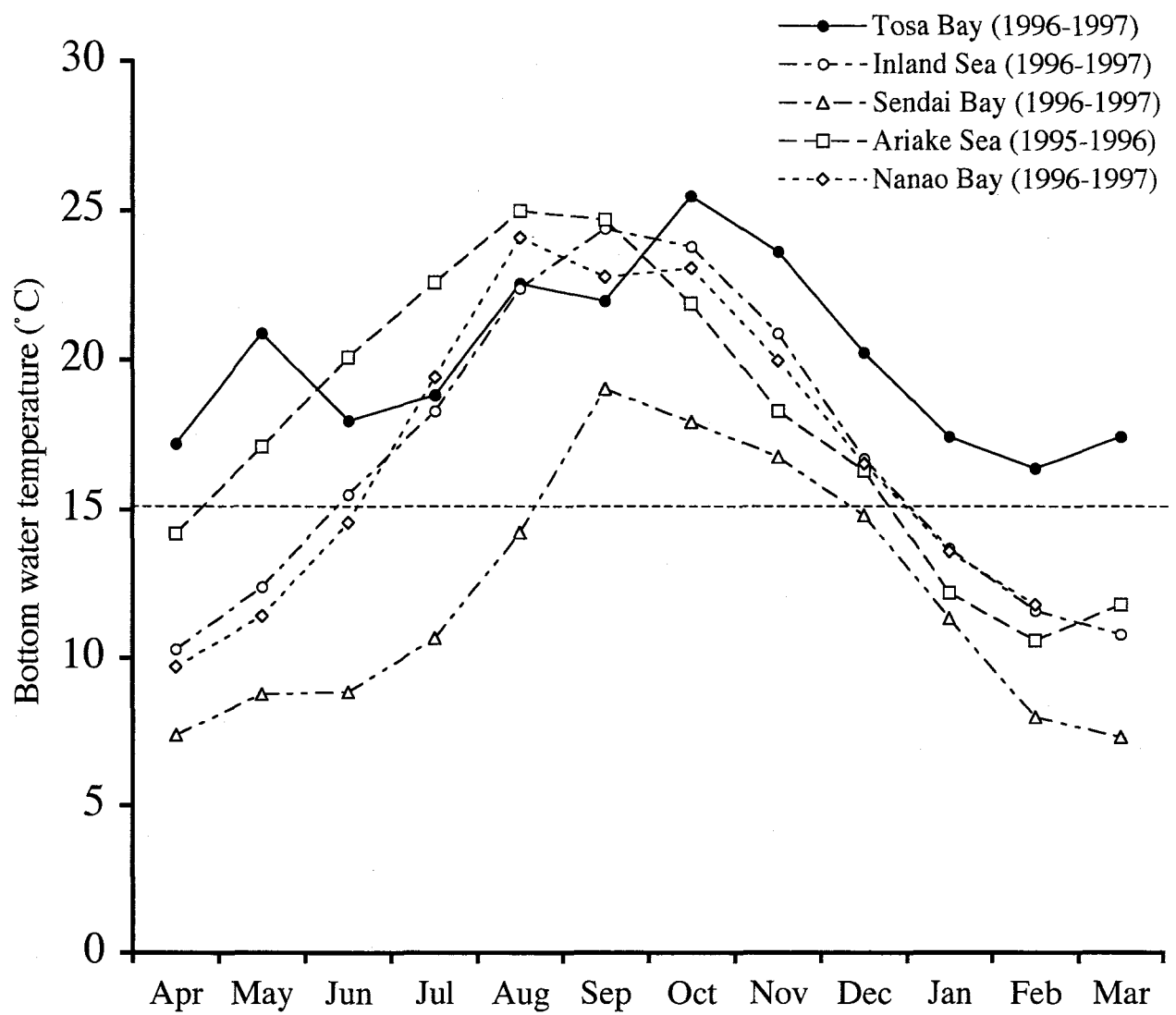


Fig. 2-8. Seasonal changes of water temperatures in the five waters where the penaeid shrimp fauna were reported.

土佐湾周辺における採集個体数は僅かであったマイマイエビ、トラエビおよびスベエビは、瀬戸内海や有明海では優占種の一つとなっている（安田，1956；安田他，1957；安田，1958；池松，1963；上田，1990；1992；1996；阪地，1997）。これらは、土佐湾のような外洋に面した環境より瀬戸内海のような半閉鎖的な環境に適した種であると考えられる。

土佐湾大陸棚上部で優占種であったアカエビは、瀬戸内海のような半閉鎖的な環境にも多く棲息する（安田他，1957；上田，1996；阪地他，1992；阪地，1997）。アカエビは、九州，瀬戸内海，東京湾以南の太平洋側，七尾湾以南の日本海側といった我が国周辺の広い水域に分布しており（林，1992），開放的および半閉鎖的な環境の両方に多い種であると考えられた。

キシエビとサルエビは、九州，瀬戸内海，太平洋，日本海といった我が国周辺の広い水域に生息し（林，1992），クルマエビとともに仙台湾（小坂，1972，1977，1979）や北海道（駒井他，1992）というクルマエビ科の分布域の中で最も寒冷な水域にまで生息している種である。また，両種とも潜砂能力に優れ，比較的粗い底質にも潜砂することができる（阪地，1995）。したがって，これらの種は幅広い水温や低質への適応可能であると考えられた。

チクゴエビは，有明海（Kubo，1949；池松，1963）を除いて報告が少ないとされてきた（林，1992）。土佐湾では，本種は波打ち際に近く底質の粗い水深 10m までの非常に狭い水域に多く分布した。このような特異な生息場所がこれまで報告の少なかった原因の一つであると考えられた。

本研究における調査水深の幅広さも土佐湾における種数の多さの原因となっている。他の研究における調査水域は内湾や大陸棚上部のみで，大陸棚下部や大陸斜面を含んでいないものが多い。したがって，大陸棚型のうち大陸棚下部に棲息する種，大陸棚-大陸斜面型，大陸斜面型が欠落している場合が多い。

我が国周辺から報告されているクルマエビ科のうち，本研究で確認されなかった種はコウライエビ，インドエビ *F. indicus*，カクレクルマエビ *Heteropeneaus longimanus*，ミナミクルマ *Melricertus canaliculatus*，*M. longistylus*，シバエビ，ミナミサケエビ *Parapeneaus murrayi* の 7 種である。

コウライエビは黄海と渤海にのみ分布する種であり（林，1992），周防灘や不知火海における記録は人工種苗放流によるものである（原他，1969；中島，1987）。また，

シバエビの分布は周防灘や三河湾といった比較的規模の大きな内湾に多く、外海に面した水域には分布していないようである（安田，1958；池松，1963；肥後・符，1988，林，1992；徳田，1994）。これら 2 種は土佐湾のような温暖な環境より大規模な干潟など別の環境を必要としていると考えられ、土佐湾における分布はあまり期待できない。

一方、インドエビは日向灘と浜名湖から(Hayashi, *et al.*, 1992)，カクレクルマエビは沖縄県から（亀崎他，1988；林，1992），ミナミクルマは沖縄県，種子島，浜名湖から（林，1992），*M. longistylus* は沖縄県から（玉城他，1989），ミナミサケエビは静岡県と鹿児島県から（林，1992），それぞれわずかに報告されている。これらの種の分布域は黒潮沿岸および上流域であることから、今後の調査で土佐湾から見いだされる可能性は高いと考えられる。

このように、土佐湾におけるクルマエビ科の種数が豊富であることの理由として、黒潮の影響で冬季でも水温 15℃以下に低下しない温暖な大陸棚上部、干潟から大陸斜面までの多様な環境の存在があげられた。

2. 土佐湾の小型底曳き網漁業で漁獲されるクルマエビ科エビ類

御豊瀬漁協の小型底びき網漁業では、漁獲量と水揚げ金額に占める「小えび」の割合が最も高く、最も重要な漁獲物銘柄であることが明らかとなった。土佐湾のクルマエビ科動物相を反映して、「小えび」を構成する種数は多かったが、最も重要な種はアカエビであった。アカエビは小型底曳き網漁船の漁場である大陸棚上部に多く生息し、「小えび」の中では比較的大型となる種である。このため、漁獲物として重要な位置を占めていると考えられた。これに対し、同じように大陸棚上部に多く生息するキシエビは体サイズが小さく、土佐湾の小型底曳き網漁船が用いる漁網の目合では漁獲されない、または漁獲されても選別により投棄されてしまい、水揚げ物に含まれないと考えられた。

瀬戸内海各地における小型クルマエビ科エビ類の漁獲物の種組成をみると、多くの水域でサルエビが優占し、アカエビの占める割合は少ない（東海・阪地，1989）。これは、それぞれの水域の種組成を反映したものと考えられる。一方、体サイズの小さな種であるキシエビは、別府湾や伊予灘では漁獲物中に優占していたが（東海・阪地，1989），土佐湾では生息量が多いにも関わらず漁獲物に占める割合は少なかった。し

たがって、漁獲物の種組成はその水域に生息する種の組成のみならず、地域におけるエビ類の利用形態を反映する場合もあると考えられた。

第3章 土佐湾大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造

第2章では、土佐湾に棲息するクルマエビ科エビ類の分布パターンを5つに分け、そのうち、大陸棚型が23種と最も多いことが明らかとなった。第3章では、このような多くの種が棲息し、小型底びき網漁業の漁場となっている大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造について述べる。

瀬戸内海では、漁場の底質によってクルマエビ科の優占種が異なることが知られている（宇都宮，1959；前川，1961；阪地・東海，1990）。土佐湾では、エビの種によって分布水深が異なることが報告されており（通山・林，1982），漁業者も水深によってエビの種組成が異なることを経験的に知っている。しかし，クルマエビ科エビ類の鉛直的な種組成変化の要因を明らかにした研究はない。このようなクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造の解明は，禁漁区や禁漁期の設定または種の選択的漁獲などの資源管理方を検討する上で不可欠である。

材料と方法

第2章で述べた調査のうち，1994年4月～1997年3月における小型底びき網漁船によるビームトロール採集調査結果を用いた。調査期間を3つの調査年度に分け，水深5～55mを調査した1994年4月から12月までを1994調査年度，水深15～65mを調査した1995年4月から1996年3月までを1995調査年度，水深35～75mを調査した1996年4月から1997年3月までを1996調査年度とした。1回あたりの曳網時間は15～20分で，GPS航法装置に記録された曳き始めと曳き終わりの位置から求めた曳網距離と網口間隔(5m)から曳網面積を算出した。水深帯ごとに採集個体数と曳網面積から種ごとの生息密度指数（個体数 / 1,000m²）を求めた。

調査水域の底質粒度組成を調べるため，1998年6月に調査船こたか丸を用いてスミス-マッキンタイヤー型採泥器（採泥面積 0.1m²）による採泥を行った。各水深帯とも調査水域の東部・中央部・西部の3カ所において採泥を行い，採泥器内の底泥から内径 40 mm のコアサンプラーを用いて表面下 50 mm までを採取した。採取した底泥は，小礫(4～8 mm)・細礫(2～4 mm)・極粗砂(1～2 mm)・粗砂(0.5～1 mm)・中砂(0.25～0.5 mm)・細砂(0.125～0.25 mm)・極細砂(0.063～0.125 mm)・シルト(< 0.063 mm)の 8

区分にふるい分け，それらの組成を求めた．それぞれの粒度区分について同じ水深帯の3カ所における値の平均値を求め，その水深帯の底質粒度組成とした．

種間の分布重なり合い指数には C''_{δ} (Morishita, 1971)を用いた．また，2水深帯(A, B)間の種組成の類似度指数には C_{λ} (Morishita, 1959)を，その連結には UPGMA (Sneath and Sokal, 1973)を用いた． C''_{δ} ， C_{λ} はサンプルサイズの影響を受けない指数である (小林, 1995)．

$$C''_{\delta} = \delta_N (1 - \overline{\delta_Z}) / (1 - \delta_N) \overline{\delta_Z}$$

$$\delta_N = \sum_{i=1}^S M_i (M_i - 1) / [T(T-1)]$$

$$\overline{\delta_Z} = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^L n_{ij} (n_{ij} - 1) / \sum_{j=1}^L N_j (N_j - 1)$$

$$C_{\lambda} = 2n_{iB} \sum_i n_{iA} / [(\lambda_A + \lambda_B) N_A N_B]$$

$$N_A = \sum_i n_{iA}$$

$$N_B = \sum_i n_{iB}$$

$$\lambda_A = \sum_i n_{iA} (n_{iA} - 1) / [N_A (N_A - 1)]$$

$$\lambda_B = \sum_i n_{iB} (n_{iB} - 1) / [N_B (N_B - 1)]$$

水深帯別の種組成および底質粒度組成について，Bray-Curits ordination (Bray and Curtis, 1957)を用いて極座標付けを行った．これは，最も離れた水深 5m と 75m の相違度を座標付けのための主軸の両端に置き，残りの水深の相違度をこの主軸上に投影する方法である．ここでは，相違度指数として PD (PS_2 (Whittaker, 1952)の余数)を用いるのが一般的である (小林, 1995)．

$$PD = 100 - PS_2 = 50 \sum_i |n_{iA} / N_A - n_{iB} / N_B|$$

L : 地点 (水深帯) 数

S : 種数

T : 総個体数

n_{ij} : i 種の j 地点における個体数

M_i : i 種の総個体数

N_j : j 地点の総個体数

結果

調査期間におけるクルマエビ科エビ類全体の水深別平均密度は、水深 45m において最大値を示し、45m 以浅では浅くなるほど、45m 以深では深くなるほど低く、鉛直分布は単峰性となった (Fig. 3-1)。また、種組成は水深によって連続的に変化した (Fig. 3-2)。クルマエビ科全体の平均密度の最も低かった水深 5m では、チクゴエビが 59% を占め、キシエビ(22%)とサルエビ(18%)の割合も多かった。水深 15m では、キシエビ(32%)・シラガサルエビ(30%)・サルエビ(25%)が多かった。水深 25m では、キシエビ(50%)とシラガサルエビ(40%)が多く、チクゴエビは見られなくなった。水深 35m では、それまでの浅い水深では非常に少なかったアカエビが最も多くなり(37%)、これに次いでキシエビ(31%)、シラガサルエビ(10%)・ツノソリアカエビ(7%)・ミマセアカエビ(7%)が多かった。クルマエビ科全体の平均密度が最大であった水深 45m では、アカエビ(52%)・ミマセアカエビ(15%)・シナアカエビ(14%)が増加し、キシエビ(5%)とシラガサルエビ(0.5%)は大きく減少した。水深 55m では、アカエビの減少(28%)とシナアカエビの増加(25%)がみられ、これらに次いでミマセアカエビ(20%)とナンセイサルエビ(17%)も多かった。水深 65m では、シナアカエビが 62%を占め、ミマセアカエビ(15%)・アカエビ(12%)・ナンセイサルエビ(4%)は減少した。水深 5m に次いでクルマエビ科全体の密度の低かった水深 75m では、アカエビは 0.1%以下となってほとんど姿を消し、シナアカエビ(56%)とミマセアカエビ(8%)も減少し、その他の種（ほとんどが大陸棚—大陸斜面型のミナミシロエビ）の割合が 28%に増加した。

それぞれの水深帯で優占度の高かった主要 9 種の水深帯別平均密度は、最も浅い水深帯で密度の高かったチクゴエビを除いてほぼ単峰性の分布を示し、モードはチクゴエビで 5m、サルエビで 15m、シラガサルエビとキシエビで 25m、ツノソリアカエビで 35m、アカエビとミマセアカエビで 45m、ナンセイサルエビで 55m、シナアカエビで 65m であった (Fig. 3-3)。このように、主要種の分布水深は互いに重なり合いながらも、それらの分布の中心と範囲は少しずつずれており、水深の変化とともに種が交代した。

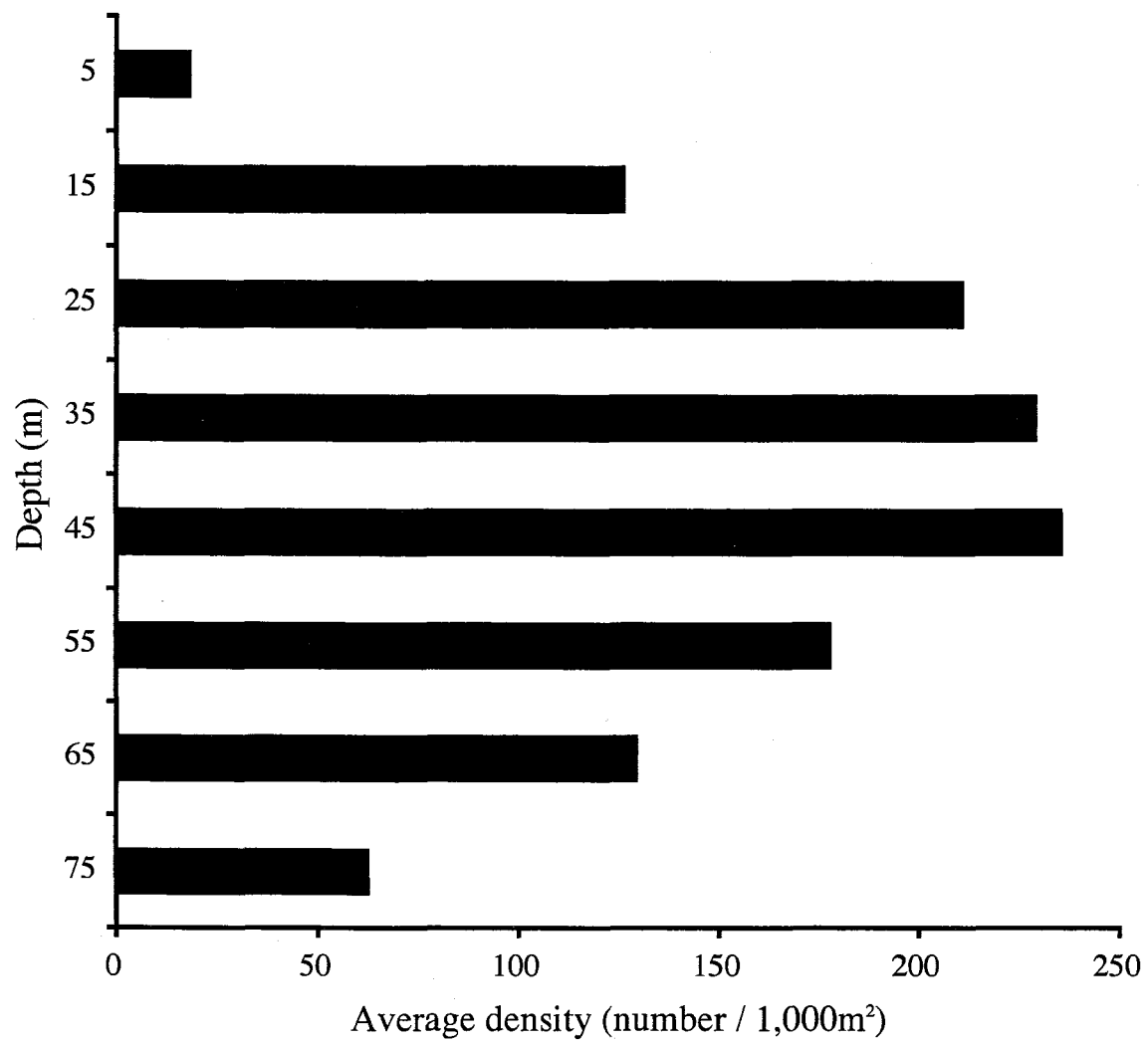


Fig. 3-1. Average density of penaeid shrimp in each depth in Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

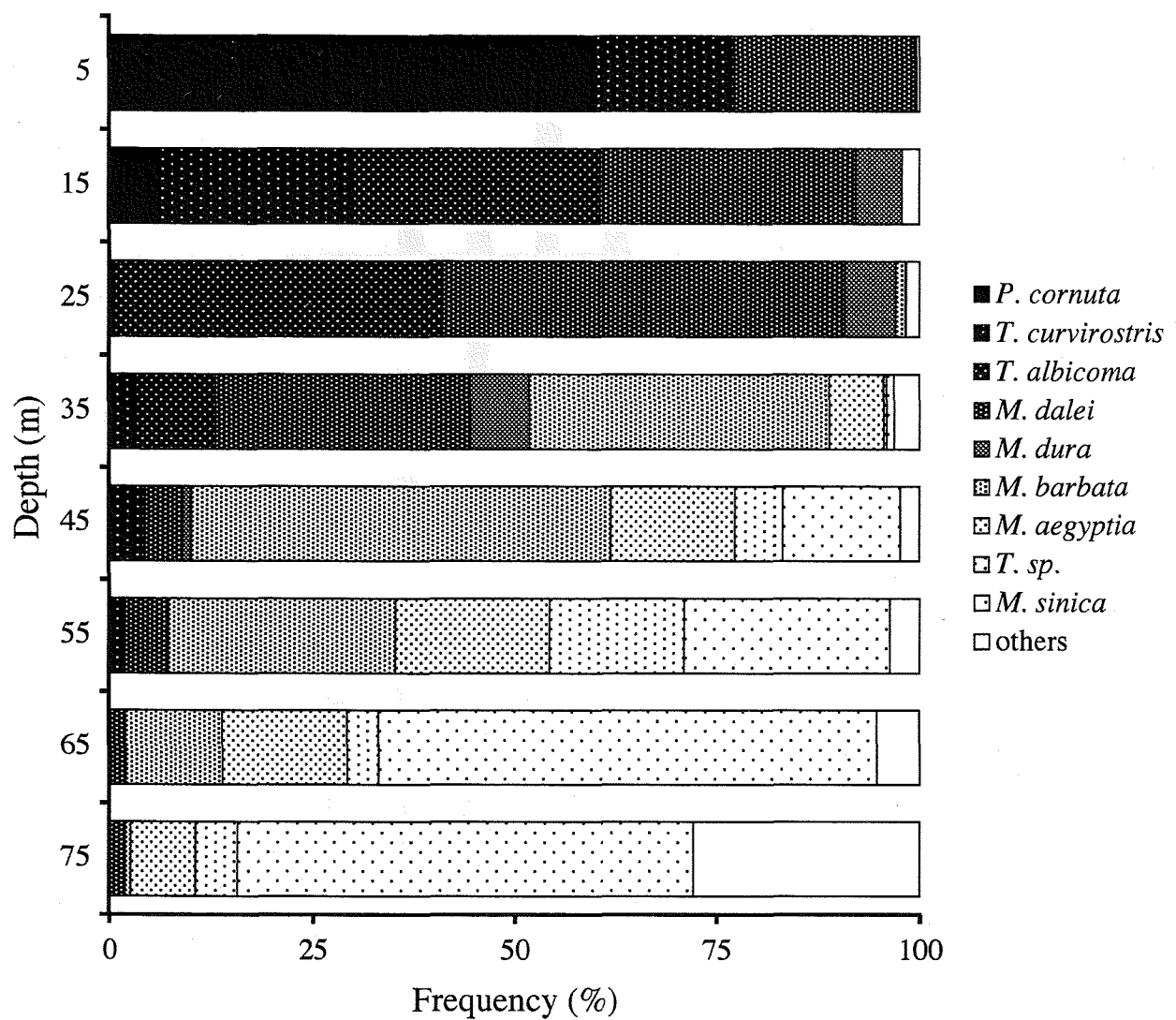


Fig. 3-2. Species compositions of penaeid shrimps in each depth in Tosa Bay from April 1994 to March 1997. Abbreviations *P.*, *T.* and *M.* denote *Parapenaeopsis*, *Trachysalambria* and *Metapenaeopsis*, respectively.

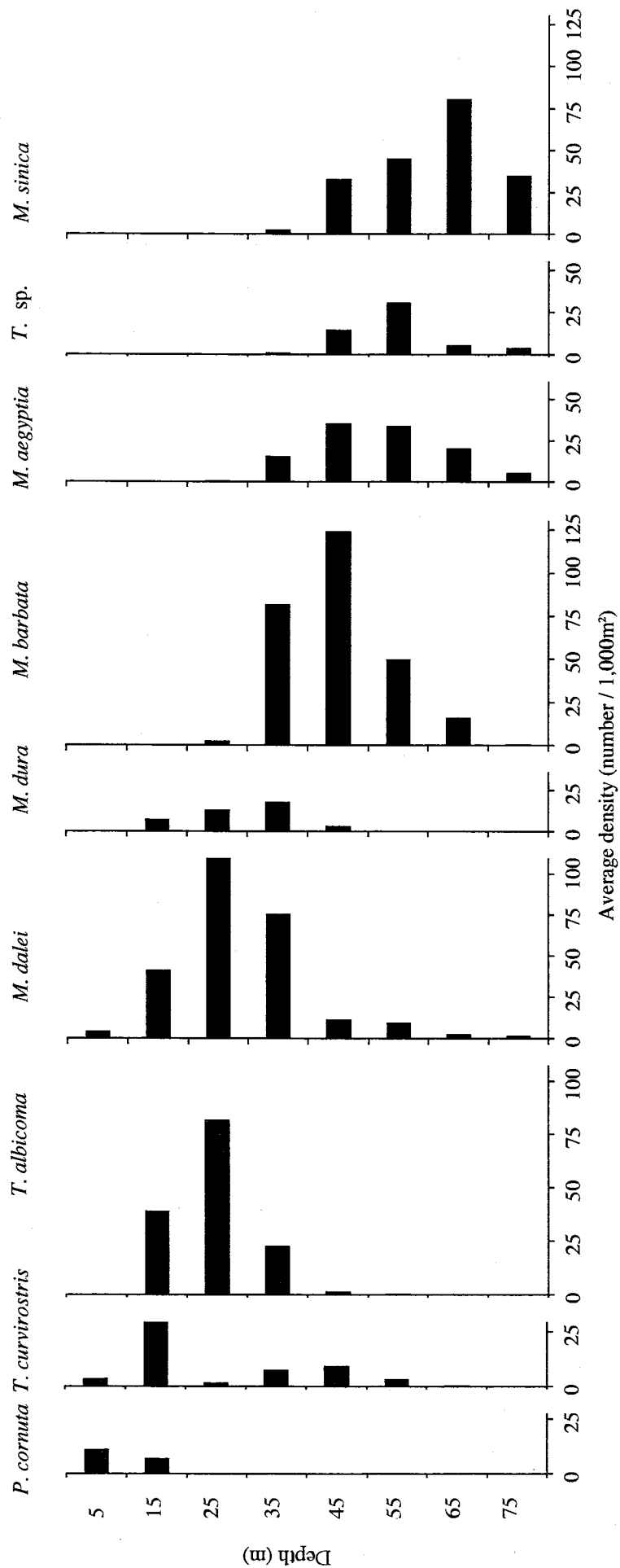


Fig. 3-3. Average density (number / 1,000m²) in each depth of main nine species of continental shelf type penaeid shrimps in Tosa Bay from April 1994 to March 1977.

主要 9 種の月別水深別の密度によると、それぞれの種の密度は季節的に変化したものの、分布水深の幅には明瞭な季節変化は認められなかった(Fig. 3-4~12). また、全種の分布水深の重なり合い指数(C''_d)は 0.22 から 0.63 の間を変動するものの、その変動と季節の関係は明瞭ではなかった (Fig. 3-13). さらに、水深別の種組成の類似関係をクラスター分析によって月別に検討した(Fig. 3-14~16). これによると、1995 年 7 月及び 8 月を除くすべての調査月で隣り合う水深およびクラスターの連結のみが観察された. 1995 年 7 月及び 8 月では 35m と 55m が 45m に先がけて連結したが、7 月では 35~65m が、8 月では 35~55m がそれぞれ一つのクラスターとして認識され、45m が特異的な種組成を示したわけではなかった. また、各月の水深帯別種組成はそれぞれいくつかのクラスターに区分されるものの、調査期間を通した明瞭な種組成の区分は認められなかった. このように、土佐湾で見られたクルマエビ科エビ類の種組成の水深変化に伴う連続的変化過程は、季節によらず安定していた.

水深による種組成の変化過程を詳しく見るため、水深 5m を 0、水深 75m を 100 として各水深帯の種組成について極座標付けを行い、水深との対応を見た(Fig. 3-17). これによると、種組成の極座標上の値は水深が深くなるほど大きくなったが、その変化過程は一様ではなく、35m から 45m への変化幅が 31.5 と最も大きく、65m から 75m への変化幅は 3.1 と非常に小さかった. このように、種組成の変化は水深に対応しているものの、その変化の割合は一定ではなかった.

調査水域における水深帯別の底質粒度組成の分析によると、5~65m の水深帯では深くなるにしたがって粗い区分の減少と細かな区分の増加が連続的にみられ、65m と 75m では粒度組成はほとんど同じであった(Fig. 3-18). 底質粒度組成についても水深 5m を 0、水深 75m を 100 として各水深帯の極座標付けを行い、種組成の極座標との対応を見た(Fig. 3-19). これによると、5m から 15m への変化において種組成に比べて底質粒度組成で変化が大きかったことを除いて、底質粒度組成と種組成の変化過程はよく対応した. 特に、底質粒度組成のほとんど変化しなかった 65m から 75m にかけて、種組成もほとんど変化しなかった. また、水深と種組成および底質粒度組成と種組成の極座標の関係それぞれにおいて水深 35m から 45m への変化過程を比較すると、水深との関係における傾き(2.20)より底質粒度組成との関係における傾き(1.61)の方が 1 に近く、種組成の変化過程によく対応していた.

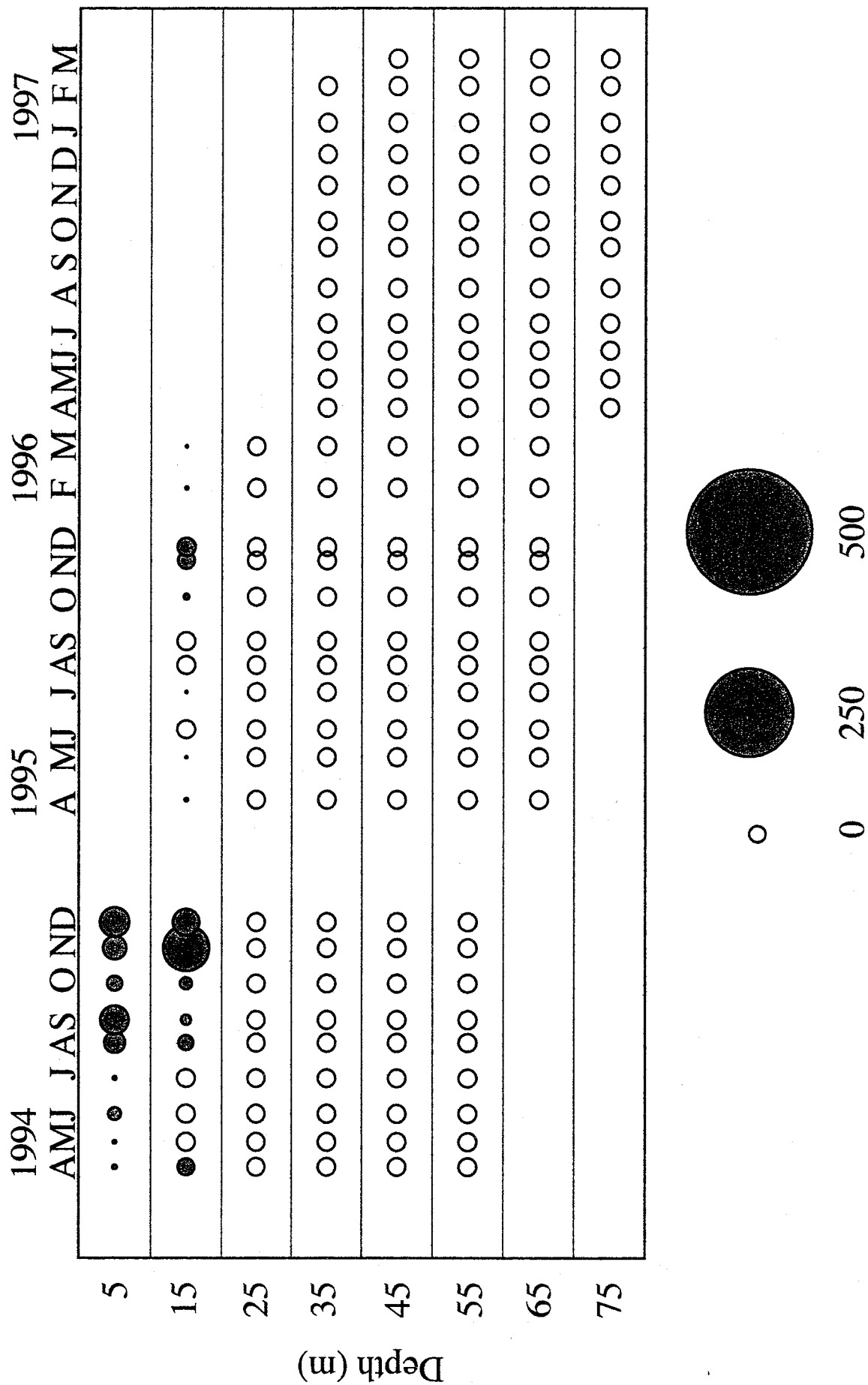


Fig. 3-4. Density (number / 1,000m²) of *Parapeneopsis cornuta* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

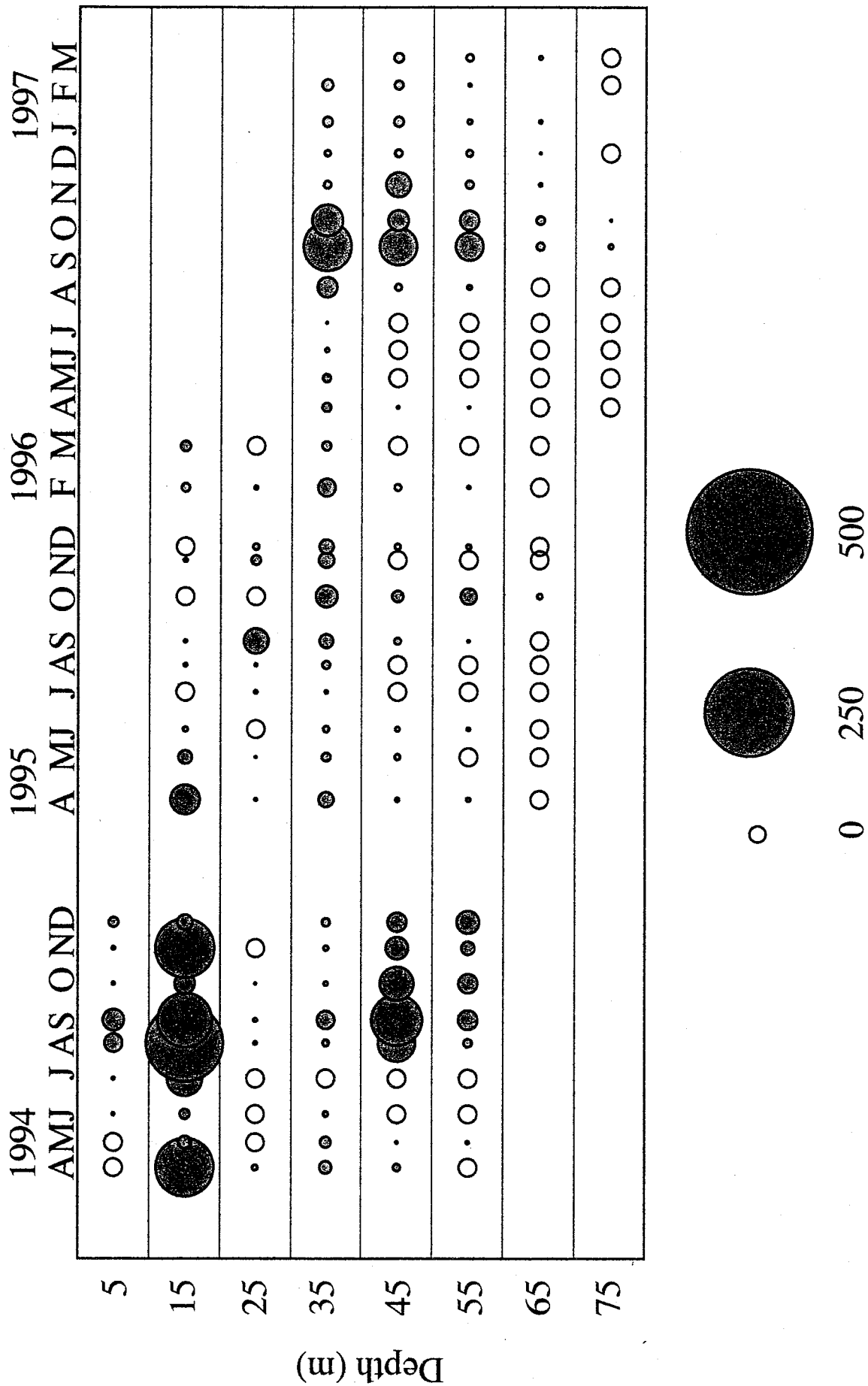


Fig. 3-5. Density (number / 1,000m²) of *Trachysalambria curvirostris* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

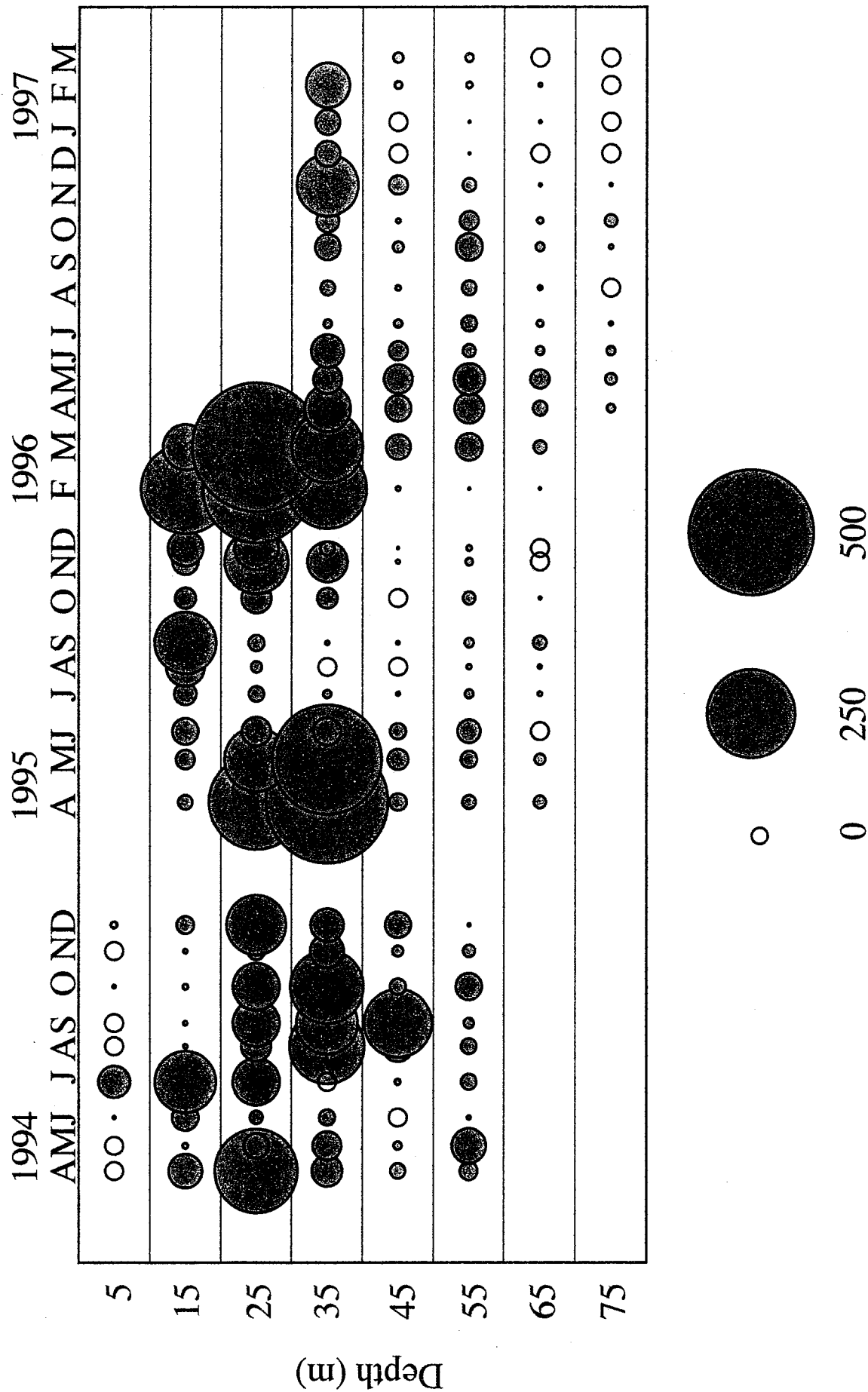


Fig. 3-7. Density (number / 1,000m²) of *Metapenaeopsis dalei* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

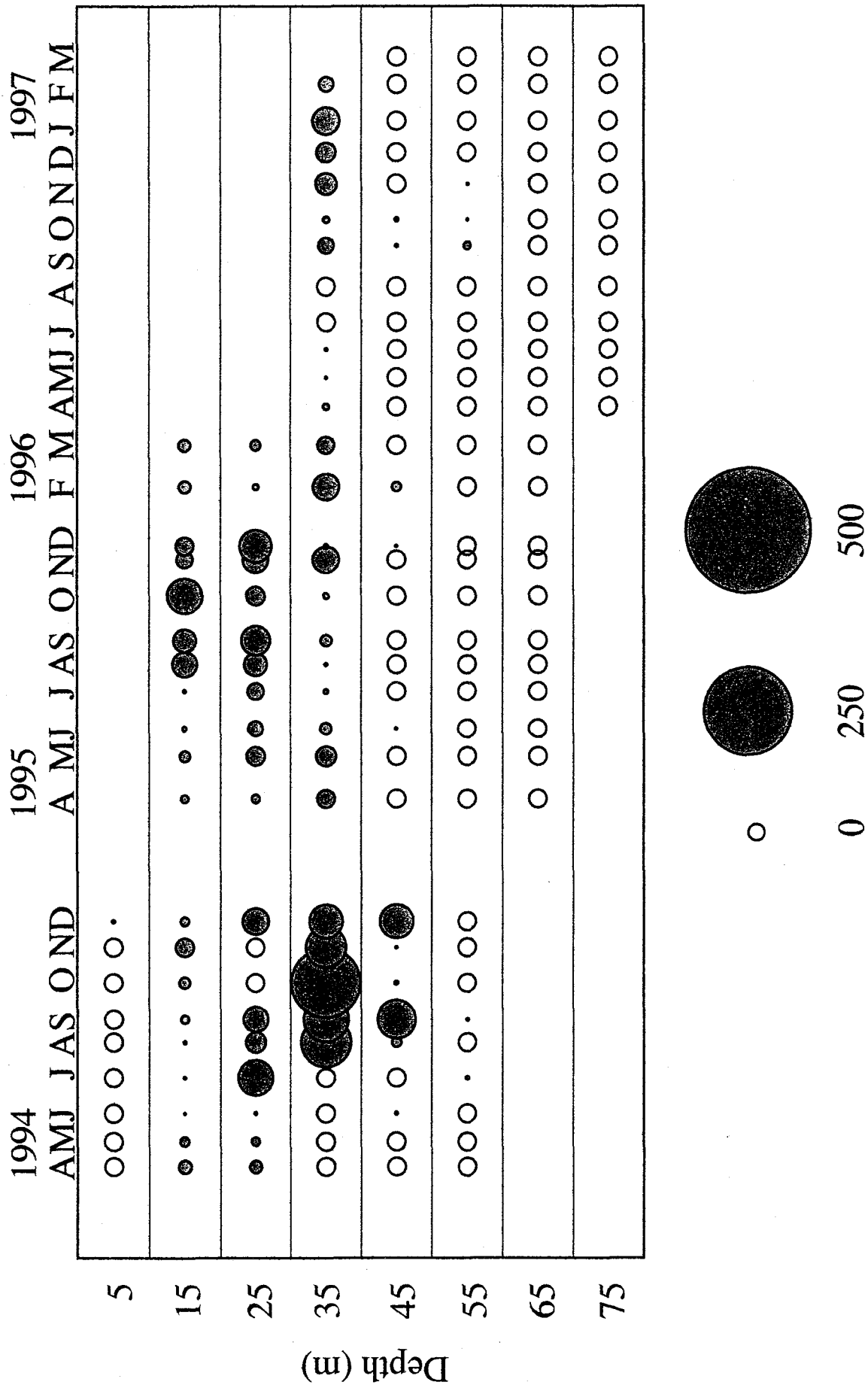


Fig. 3-8. Density (number / 1,000m²) of *Metapenaeopsis dura* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

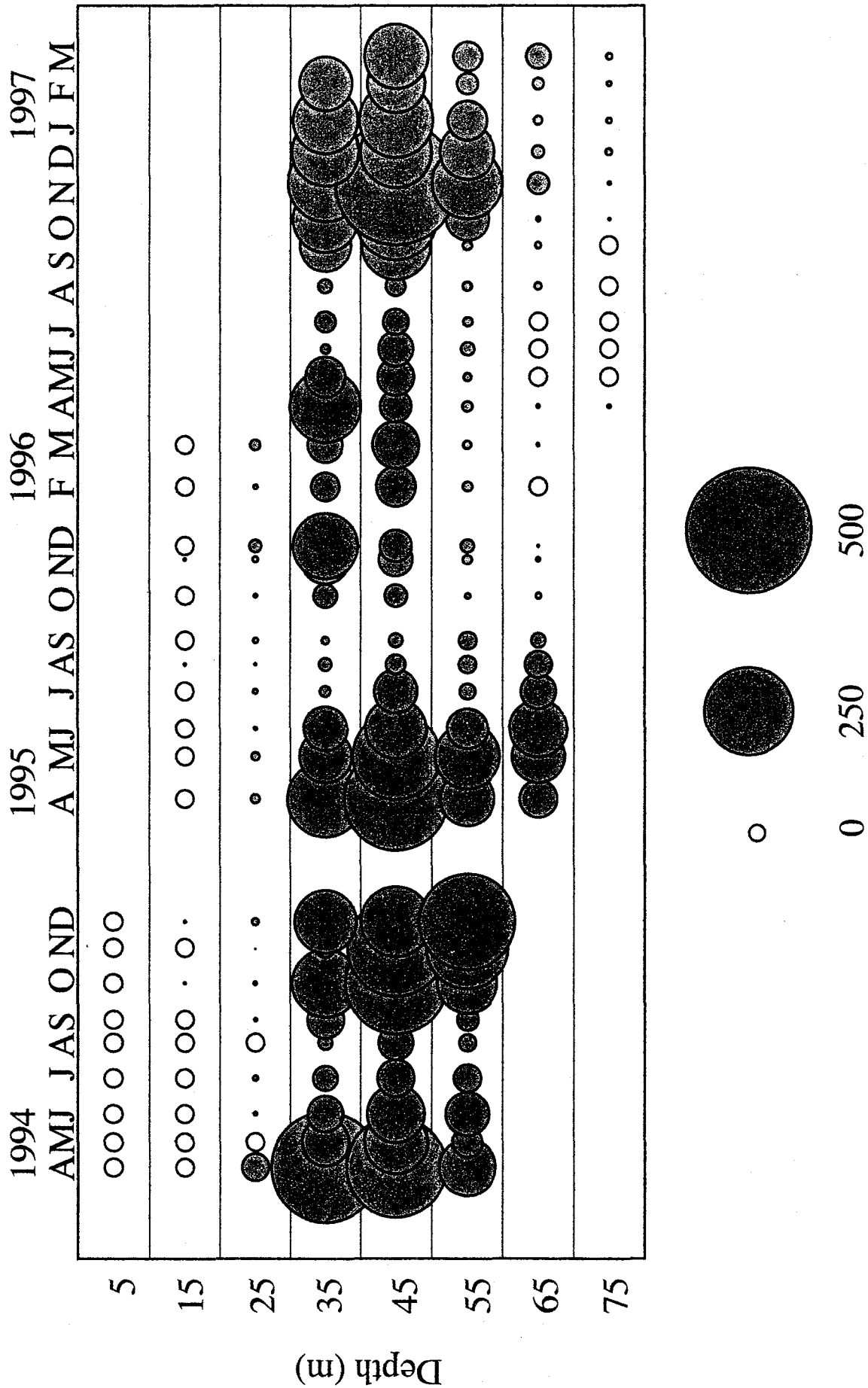


Fig. 3-9. Density (number / 1,000m²) of *Metapenaeopsis barbata* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

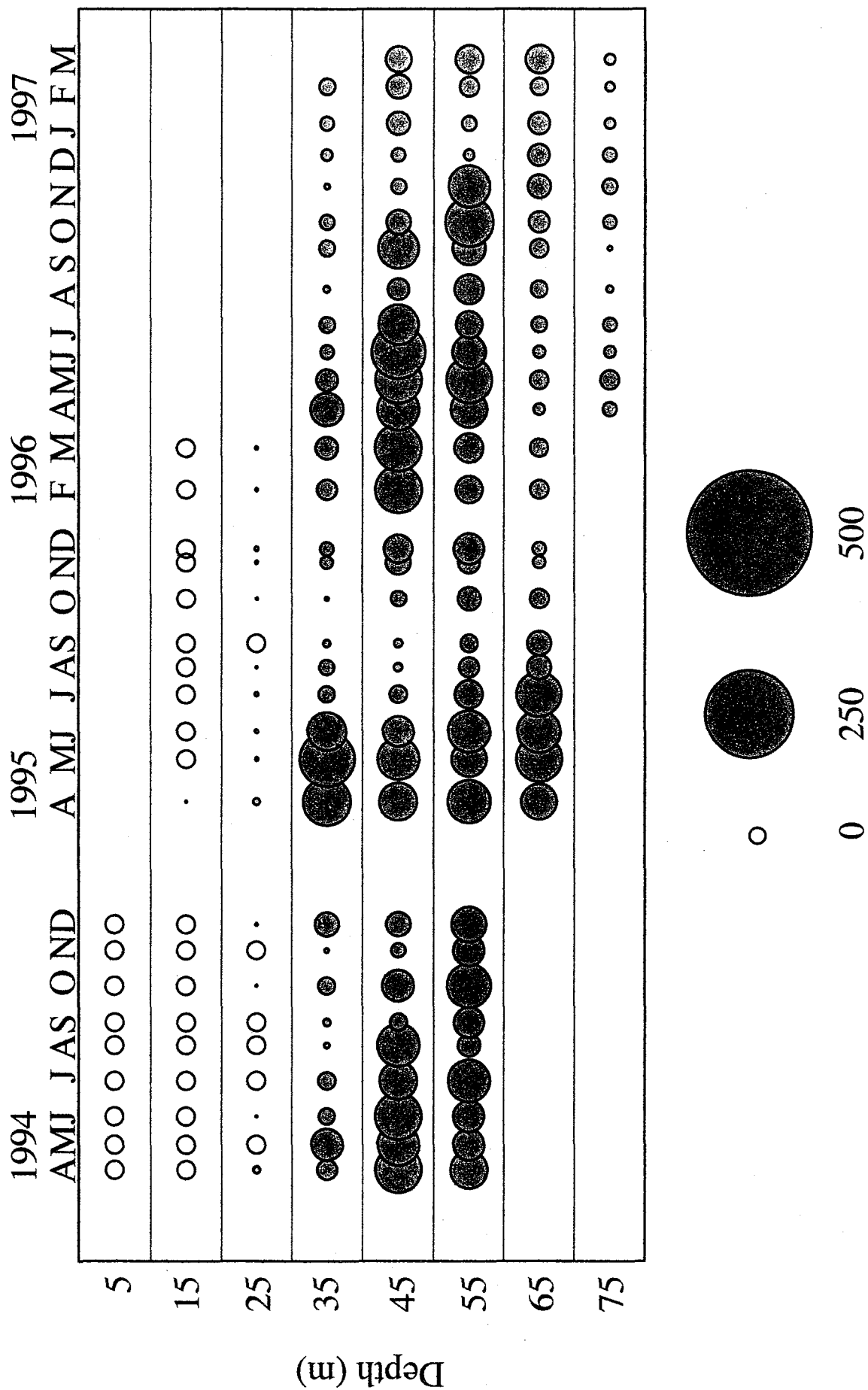


Fig. 3-10. Density (number / 1,000m²) of *Metapenaeopsis aegyptia* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

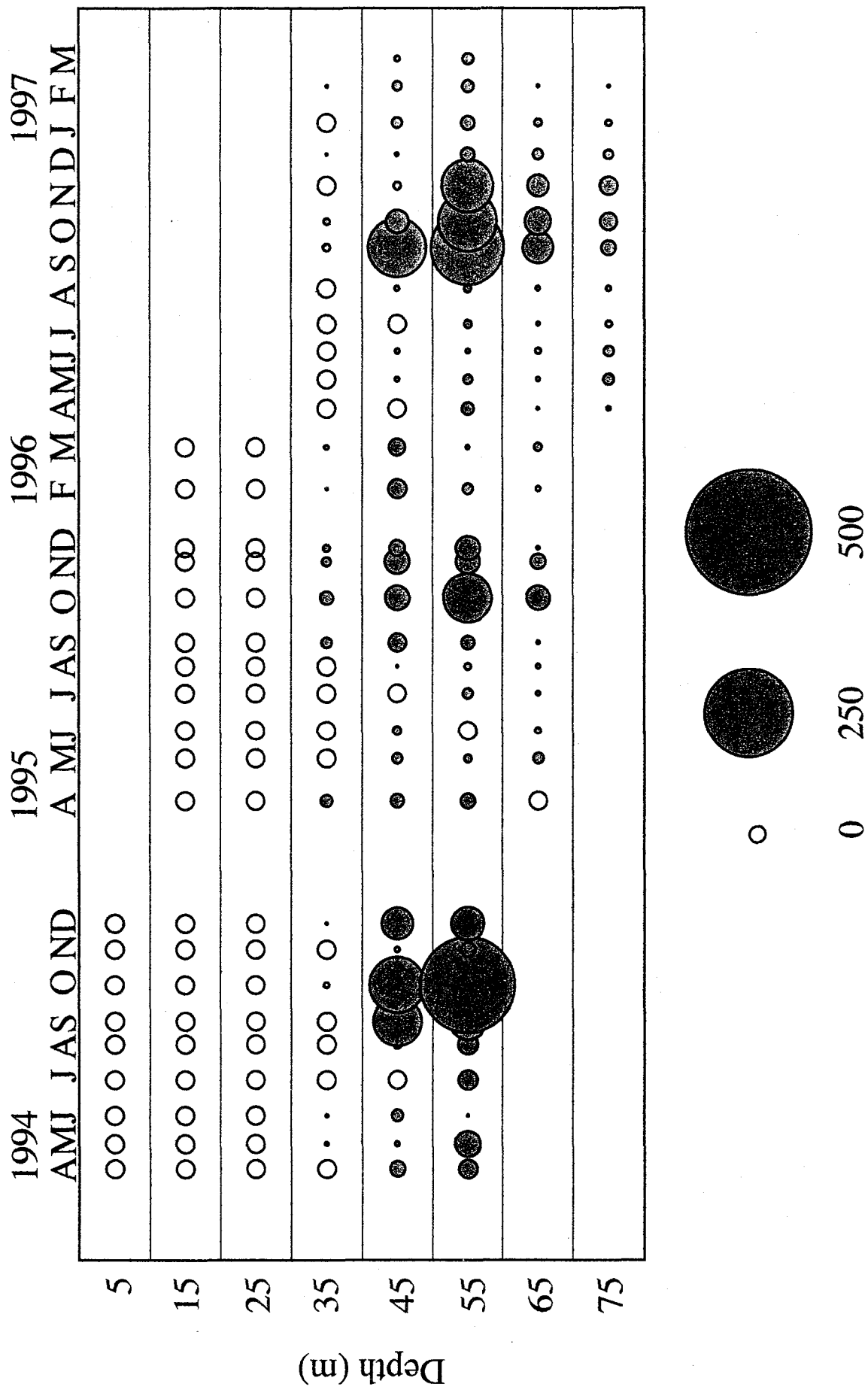


Fig. 3-11. Density (number / 1,000m²) of *Trachysalambria* sp. in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

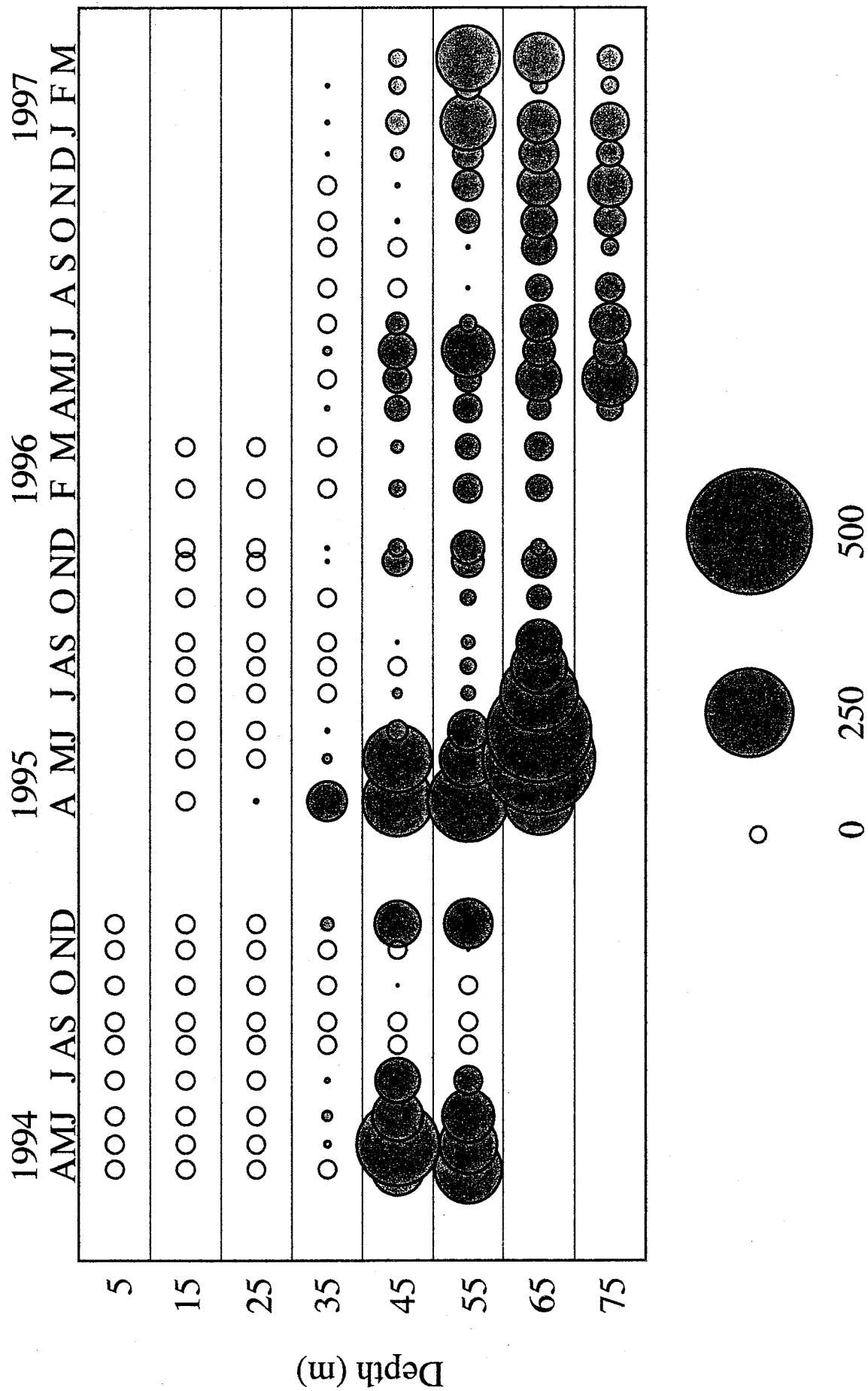


Fig. 3-12. Density (number / 1,000m²) of *Metapenaeopsis sinica* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

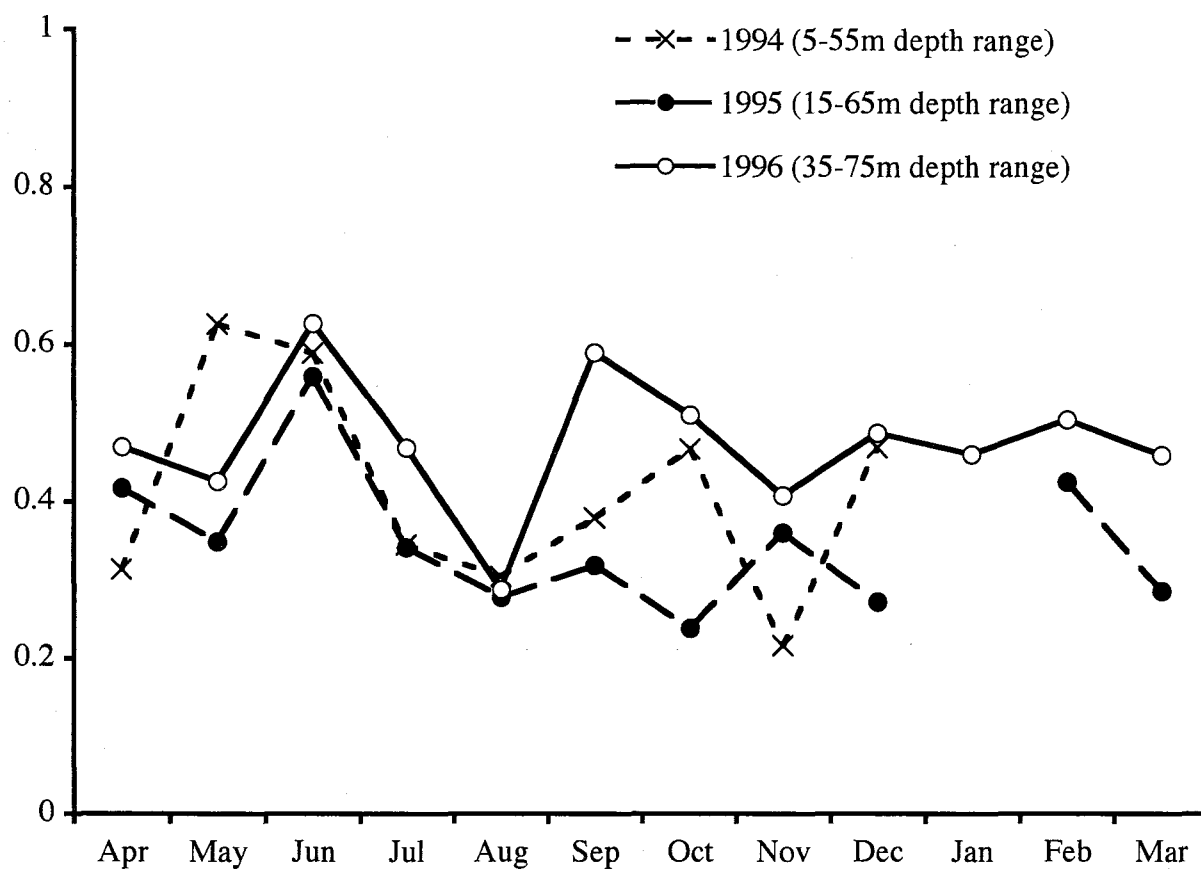


Fig. 3-13. Seasonal change of distributional overlap indexes (Morishita's C^*) of penaeid shrimps on the continental shelf of Tosa Bay from April 1994 to March 1997.

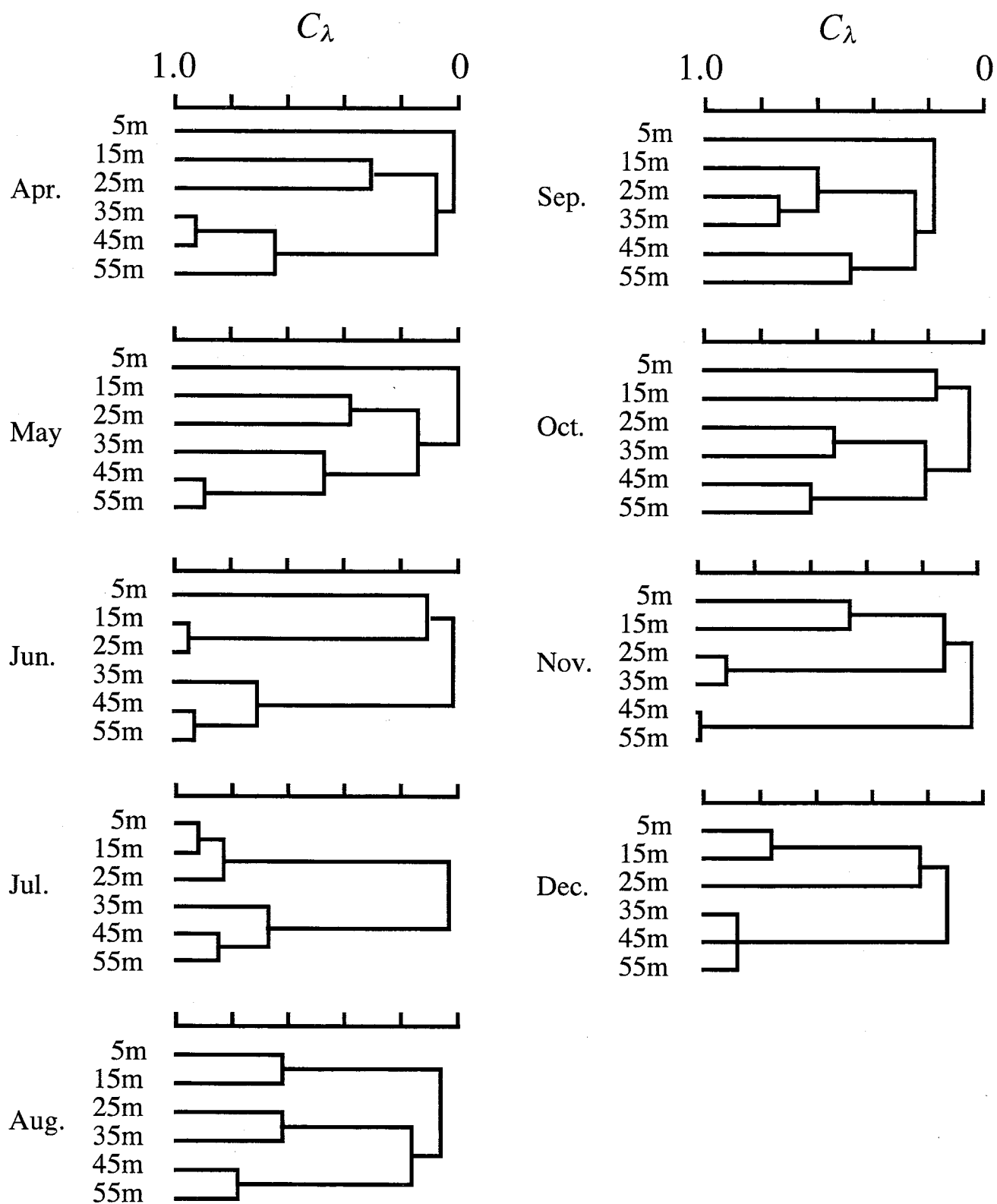


Fig. 3-14. Dendrograms of similarity indexes of species composition (Morishita's C_λ) in each depth of Tosa Bay in the 1994 research year.

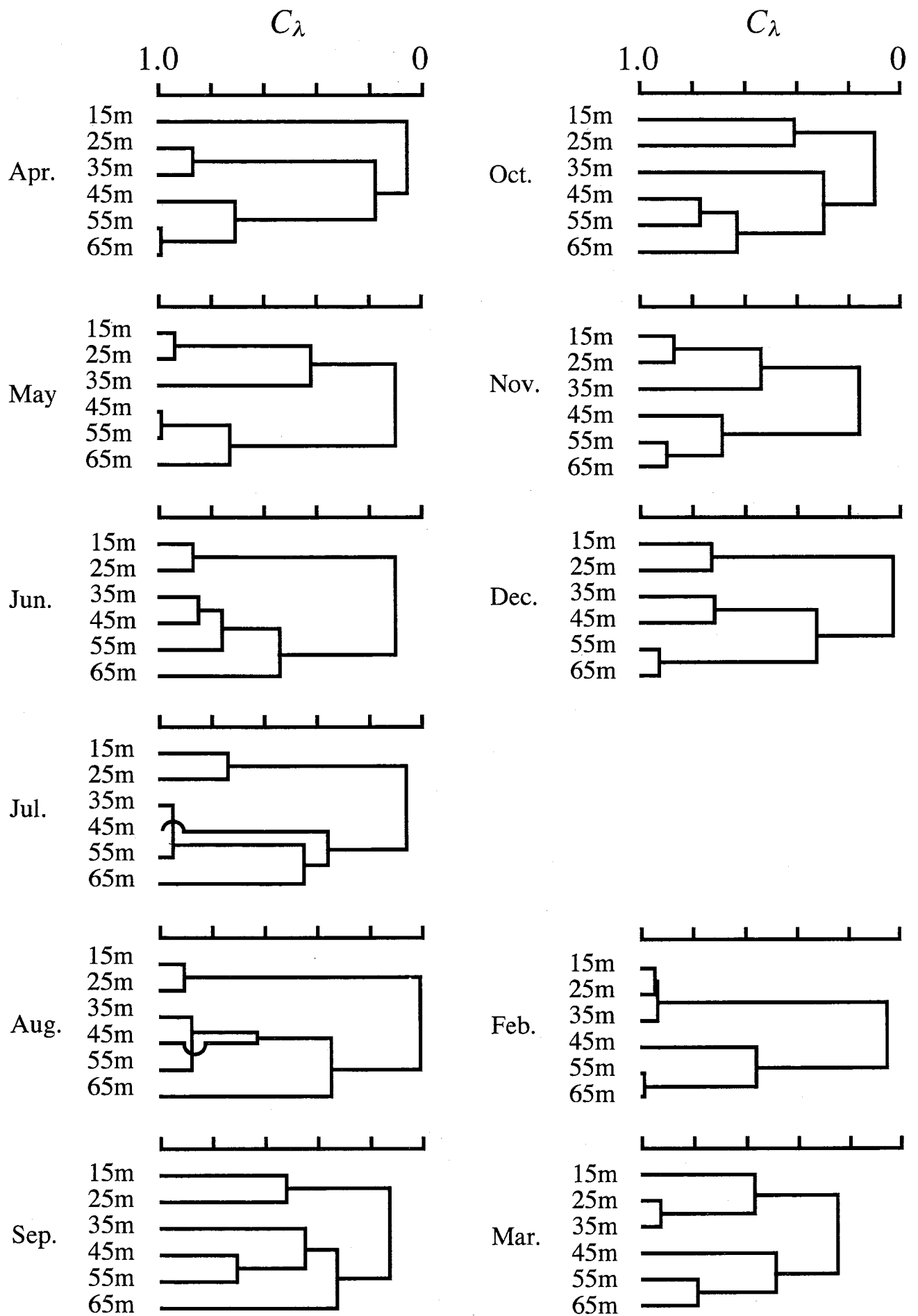


Fig. 3-15. Dendrograms of similarity indexes of species composition (Morishita's C_λ) in each depth of Tosa Bay in the 1995 research year.

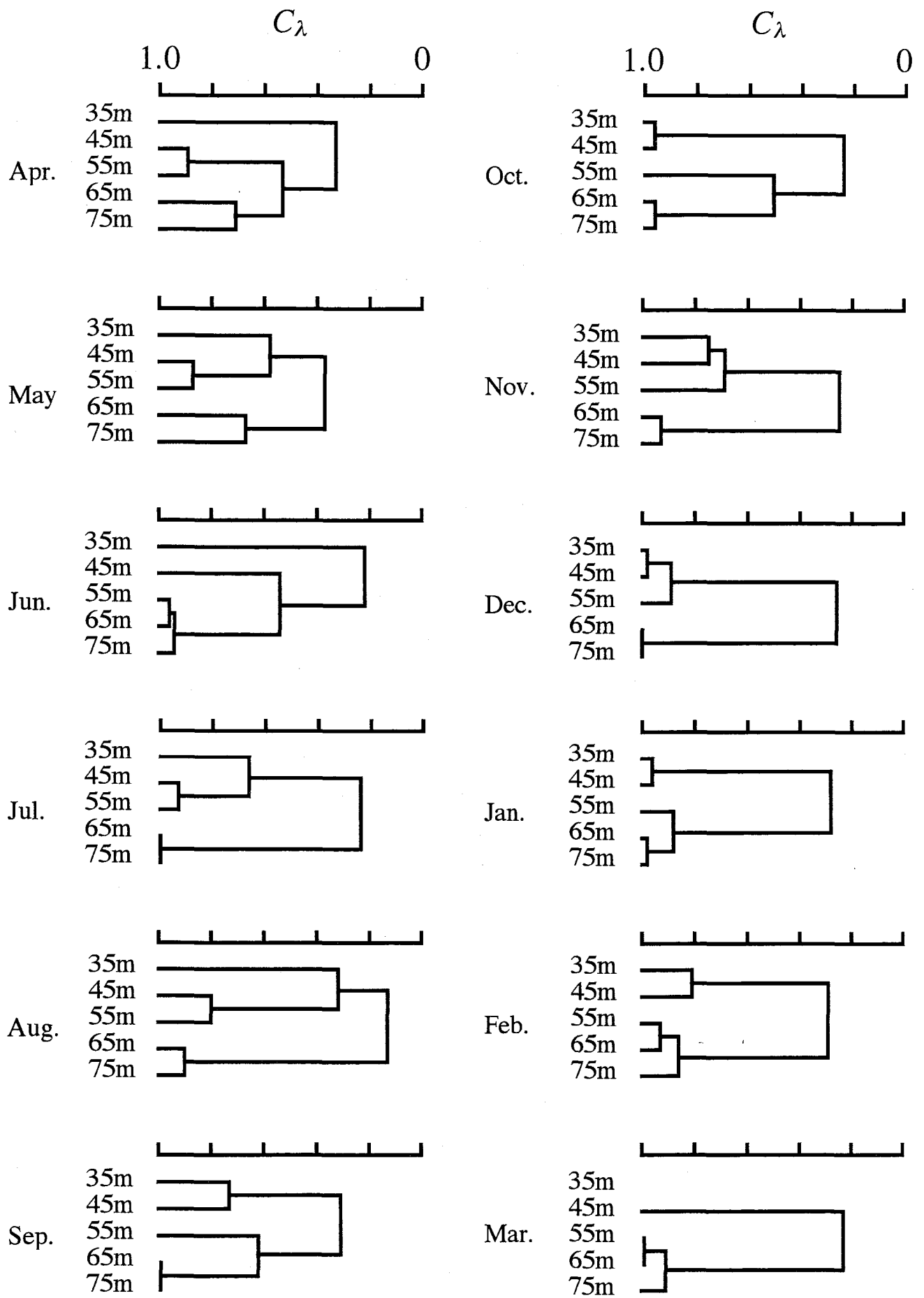


Fig. 3-16. Dendrograms of similarity indexes of species composition (Morishita's C_λ) in each depth of Tosa Bay in the 1996 research year.

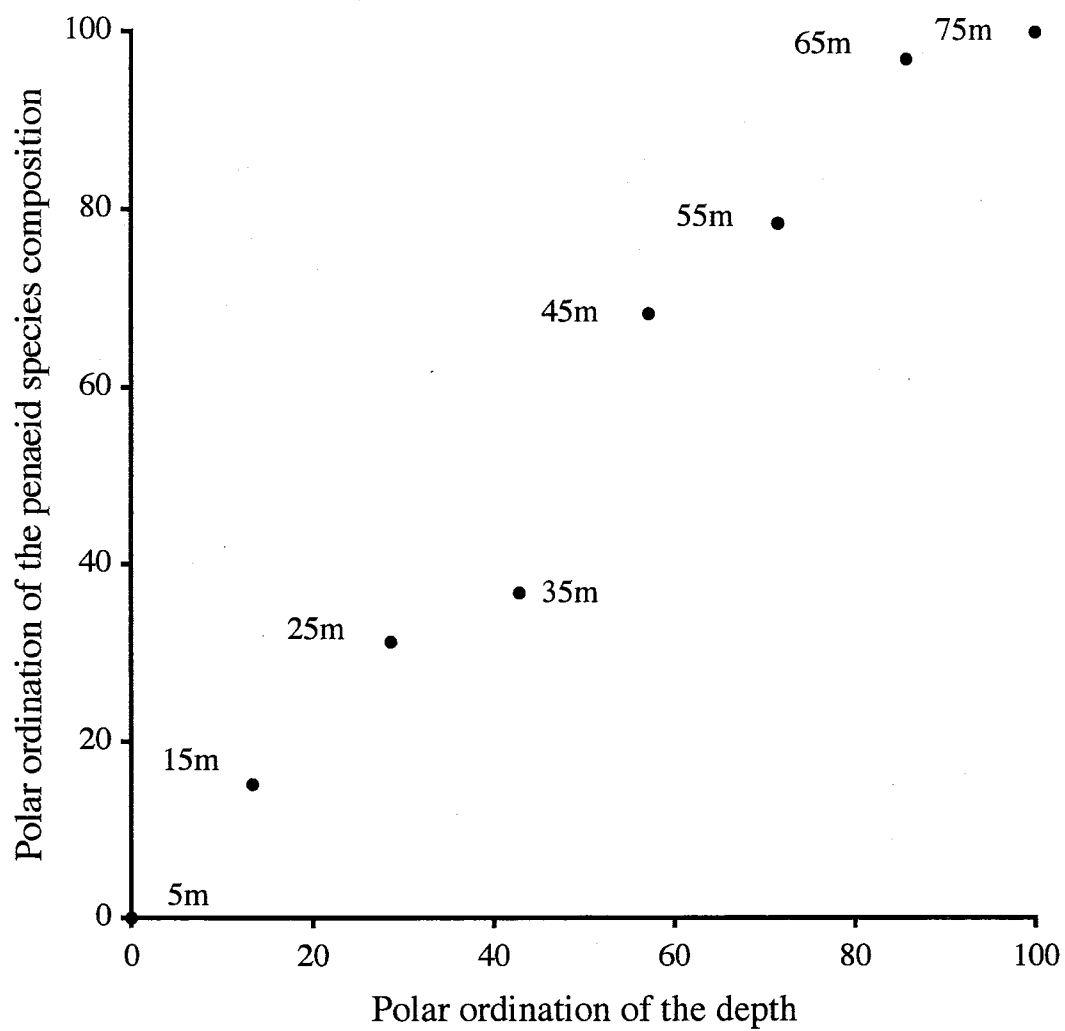


Fig. 3-17. Relationship of the polar ordinations of the depth and the penaeid species composition in the depth from 5 to 75 m in Tosa Bay.

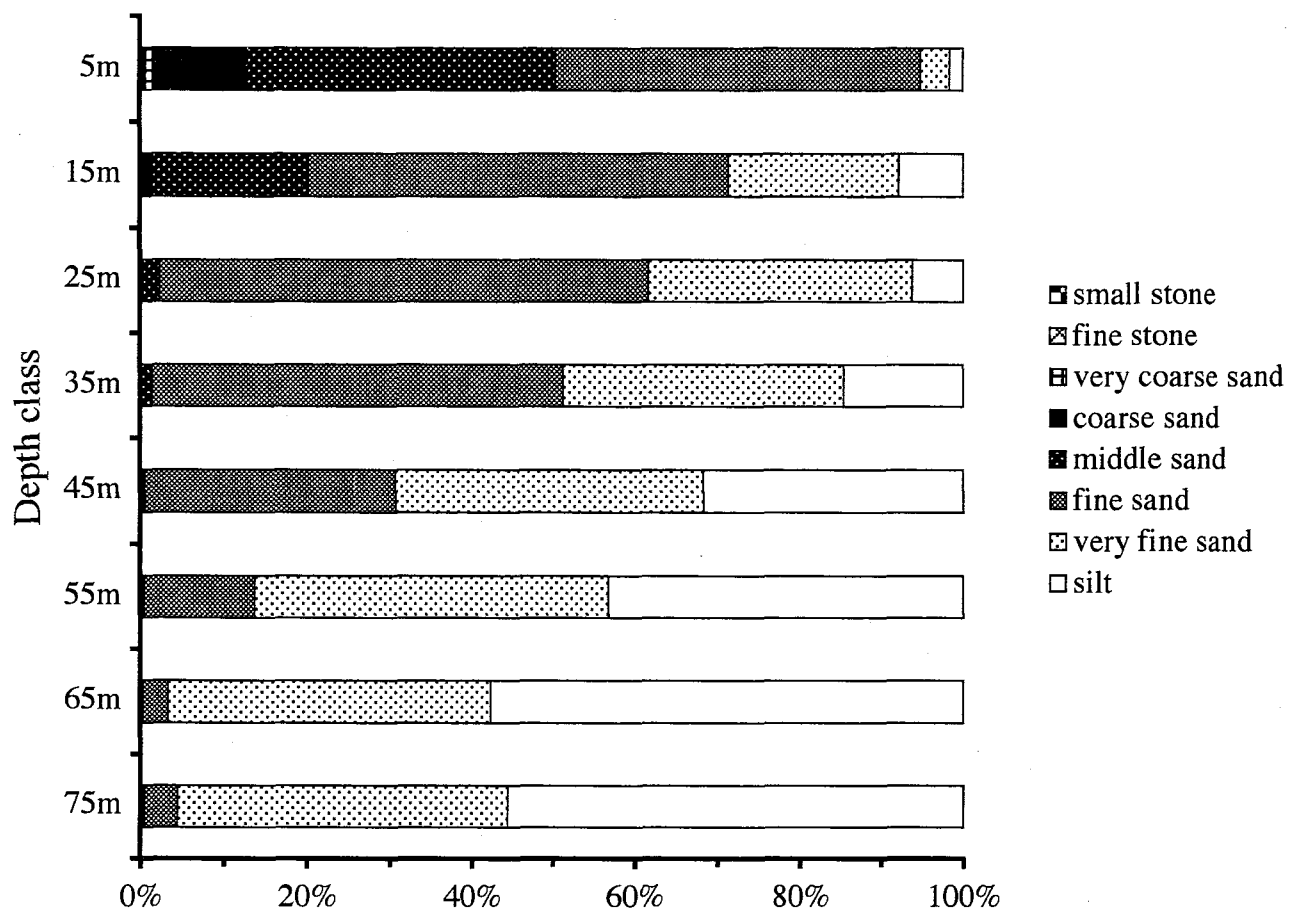


Fig. 3-18. Grain size composition of the bottom in each depth class of Tosa Bay. Grain size ranges are as follows; small stone, 4-8 mm; fine stone, 2-4 mm; very coarse sand, 1-2 mm; coarse sand, 0.5-1 mm; middle sand, 0.25-0.5 mm; fine sand, 0.125-0.25 mm; very fine sand, 0.063-0.125 mm; silt, < 0.063 mm.

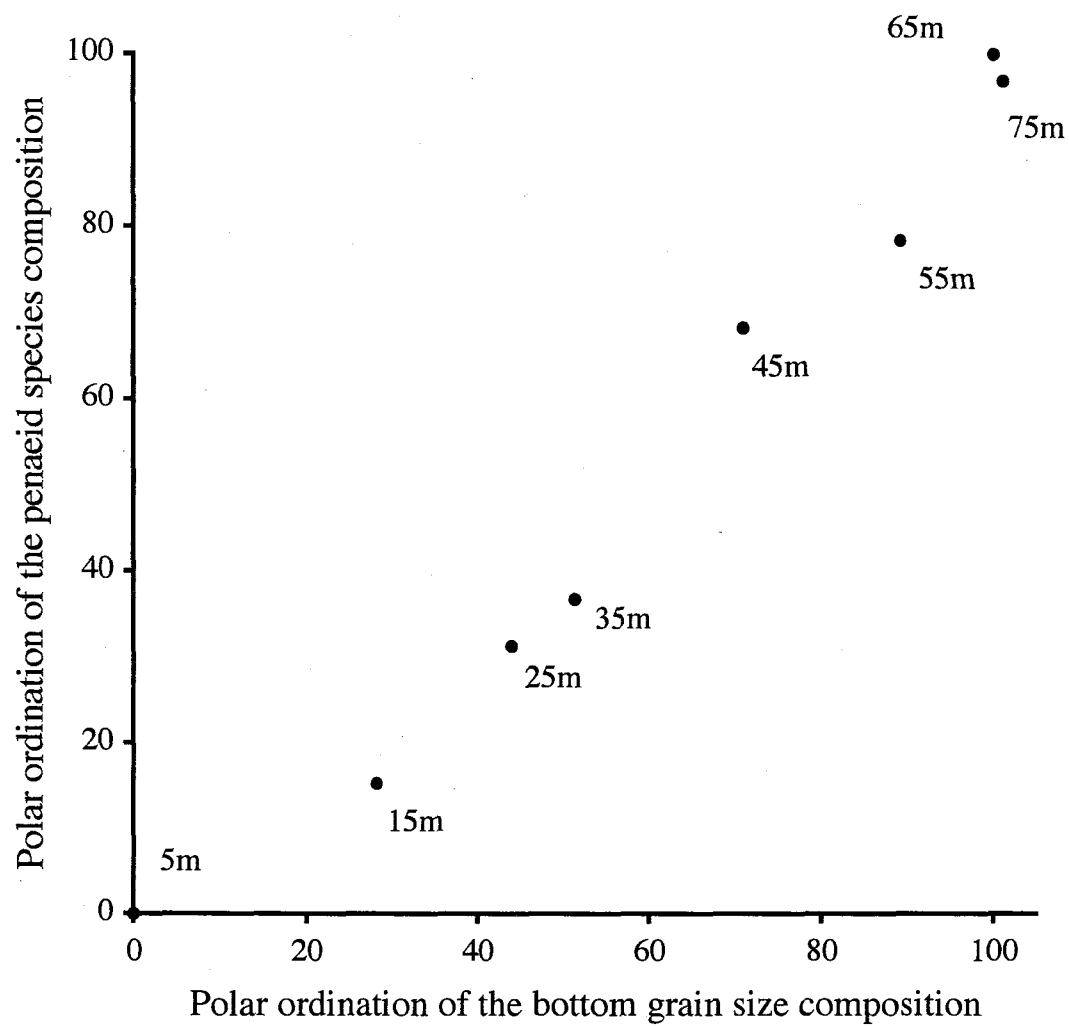


Fig. 3-19. Relationship of the polar ordinations of the bottom grain size composition and the penaeid species composition in the depth from 5 to 75m in Tosa Bay .

考察

土佐湾大陸棚上に棲息するクルマエビ科エビ類全体の水深別平均密度は、水深 45m をモードとする単峰性の分布を示した。また、主要種の水深別平均密度は、それぞれ異なるモードと範囲を示した。その結果、水深別の種組成は連続的に変化し、クラスター分析によっても明瞭な群集区分を示さなかった。

潮間帯では潮汐による干出や波当たりなどの環境傾度が大きいため、生物の分布に顕著な帯状構造が見られる (Raffaelli and Hawkins, 1996)。潮下帯より下の水域では環境傾度は潮間帯ほど大きくはないが、そこでも生物群集は水深によっていくつかに区分されることが報告されている。我が国周辺では、Horikawa (1993)が土佐湾の水深 800m までの底棲真骨魚類群集を、栗原 (1996)が若狭湾の水深 220m までのヒトデ類群集を、上田 (1996)が紀伊水道德島県側の水深 60m までのエビ類群集を、Kogure and Hayashi (1998)が佐渡海峡の水深 530m までの棘皮類群集を、それぞれクラスター分析によりいくつかに区分した。これらの研究では、群集区分の要因として水深による水温の違いを重視している。

クルマエビ科でも、水温の違いはそれぞれの種の分布を考える上で重要である。しかし、土佐湾の大陸棚上では、冬季には対流によって水深 100m 程度までの水温がほとんど均一となり、水深別の年間最低水温は水深変化に対応した傾度を示さない (通山他, 1987; 斎藤, 1990)。また、夏季では浅いほど高水温となるものの、ほとんどのクルマエビ科エビ類の分布の中心は熱帯浅海域にあることから (Dall, *et al.*, 1990; Dall, 1991), 土佐湾大陸棚における夏の高水温が分布を制限するとは考えにくい。このように、土佐湾大陸棚上部の底層水温環境は、水深変化に伴う種組成の連続的変化を説明することはできない。

瀬戸内海では漁場の底質によってクルマエビ科エビ類の優占種が異なるなど (宇都宮, 1959; 前川, 1961; 阪地・東海, 1990), クルマエビ科の分布に対する底質の重要性はよく知られている。その要因として、クルマエビ科エビ類の多くが底質中に潜る行動を示し (Egusa and Yamamoto, 1961; Fuss, 1964), その底質選択性や粗い底質への潜砂能力は種によって異なることがあげられる (Williams, 1958; 阪地, 1995)。大型の個体の方が潜砂能力に優れているとの予想も可能である。しかし、Fig. 3-4~12 に示した主要 9 種それぞれの分布水深範囲には CL 5 mm 程度から成体までが出現してお

り、潜砂能力は体サイズより種の違いに左右されたと考えられた。飼育による観察でも、小型のキシエビは、より大型のアカエビやトラエビより粗い底質にまで潜砂可能であった（阪地，1995）。

本研究でも、底質の粒度組成とクルマエビ科種組成の変化過程はよく対応し、底質粒度組成がほとんど変化しなかった水深 65m と 75m では種組成の変化が小さかった（Fig. 3-19）。水深 5m から 15m への種組成の変化は底質粒度組成の変化ほど大きくなかったが、これは粗い底質に潜砂可能な種が限られていることによると考えられる（阪地，1995）。このように、土佐湾における大陸棚型クルマエビ科種組成の水深変化に伴う連続的変化の要因として、底質粒度組成の連続的変化が非常に重要であると考えられた。

クルマエビ科エビ類では捕食者から身を守るための潜砂行動が重要であり、その種の潜砂能力に適した底質粒度を有する水域にのみ棲息可能である。底質粒度組成が均一な水域では少数の種が優占してしまい、そこに生息可能な種数は制限されと考えられる。しかし、土佐湾大陸棚上部では底質粒度組成の連続的に変化によって種組成も連続的に変化し、多くの種が生息可能となっている。このように、土佐湾の大陸棚上部では、第2章で指摘したような温暖な環境を有するとともに、底質粒度が水深とともに連続的な変化をすることによってクルマエビ科種組成も変化し、種数が多くなる多くなると考えられた。

第4章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成熟過程と産卵期

生物の資源管理を行う上で、対象生物の生活史を解明することは必須である。その一環として、第4章では土佐湾大陸棚上における優占種の繁殖生態を明らかにする。

第3章で明らかにしたように、アカエビ属は土佐湾の小型底曳き網漁業で最も重要な漁獲物である。第4章では、アカエビ属で特に生息数の多かったキシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの卵母細胞の発達過程を組織学的に観察し、これまで知られていた他のクルマエビ科との比較を行った。また、成熟に至ると考えられる卵母細胞の出現の季節変化、および生殖腺重量指数(GSI)と卵母細胞の発達段階との対応関係から、これら4種の産卵期を明らかにした。

クルマエビ科の卵母細胞の発達過程において、表層桿状体(cortical crypt)の出現が前成熟期の重要な指標となっている(Yano, 1988)。表層桿状体は産卵後に海水との反応によって卵を覆うゼリー状物質を放出する器官で(Clark, *et al.* 1980)、その出現はクルマエビ科の卵母細胞の発達段階において一般的な現象であると考えられている(Dall, *et al.* 1990)。しかし、クルマエビ科で最も多くの種を含むアカエビ属において、卵母細胞の発達過程を観察した研究はない。

材料と方法

第2章に示した材料と方法で採集された標本のうち、土佐湾におけるそれぞれの種の分布水深を十分に捉えた調査年度、すなわちキシエビ(Fig. 3-7)、アカエビ(Fig. 3-9)、ミマセアカエビ(Fig. 3-10)では1995調査年度、シナアカエビ(Fig. 3-12)では1996調査年度の標本を用いた。雌の頭胸甲長(CL)、体重(BW)、生殖腺重量(GW)を測定し、生殖腺重量指数($GSI=100GW/BW$)を求めた。これらの標本のうち、各月のGSIの最大値を示す標本を含む2~6個体の雌を組織学的観察に供した。キシエビではCL 6.6~16.2 mm および GSI 0.50~10.20 の32個体、アカエビではCL 12.8~26.3 mm および GSI 0.43~12.80 の31個体、シナアカエビではCL 7.1~20.7 mm および GSI 0.58~8.25 の31個体、ミマセアカエビではCL 7.5~17.5 mm および GSI 0.56~9.22 の29個体であった。

生殖腺の頭胸甲後部に位置する部分を摘出し、定法に従ってアルコール脱水、パラフィン包埋、ミクロトームによる薄切(6 μ m)、マイヤーのヘマトキシリン-エオジン

ン染色を行った。卵母細胞の発達段階の定義には Yano (1988)を参考にした。卵母細胞の直径には、同一細胞の連続切片における最大長径を用いた。

結果

キシエビの卵母細胞の発達段階は以下のように7つに分けられた。

Stage I (Fig. 4-1A) : 卵母細胞は強いヘマトキシリン染色性を示し、直径約 10 μm の球形である。細胞質は認められない。

Stage II (fig. 4-1B) : 細胞は直径 10~50 μm であり、核は直径 10~30 μm である。弱いヘマトキシリン染色性の細胞質が核の周りに現れる。ヘマトキシリン染色性の強い多数の仁は、直径 10~30 μm の小型の細胞では核内に一様に散らばるが、直径 30~50 μm の大型の細胞では核内の周辺部に位置する。

STAGE III (Fig. 4-1C) : 細胞は直径 50~120 μm であり、核は直径 30~50 μm である。多数の仁が核内の周辺部に位置する。強いヘマトキシリン染色性を示す厚さ 2~3 μm の櫛胞細胞が卵細胞を取り囲む。細胞質のヘマトキシリン染色性は Stage II より強い。

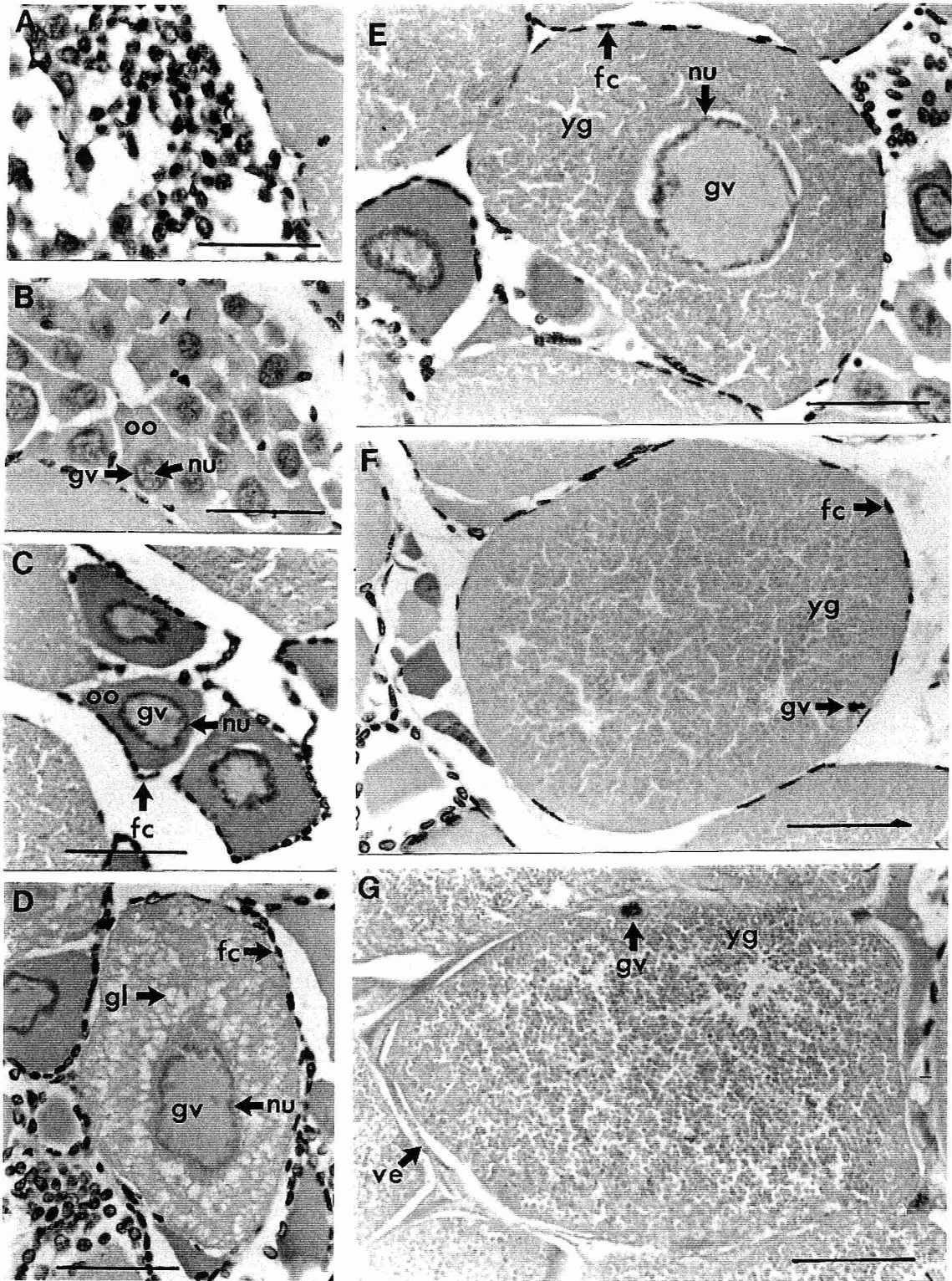
STAGE IV (Fig. 4-1D) : 細胞は直径 90~170 μm であり、核は直径 30~80 μm である。多数の仁が核内の周辺部に位置する。細胞質と核のヘマトキシリン染色性は弱い。直径 6 μm 程度の多数の油球が細胞質中に現れる。細胞内における核の相対的な大きさは STAGE III より小さい。

STAGE V (Fig. 4-1E) : 細胞は直径 150~210 μm であり、核は直径 30~80 μm である。多数の仁が核内の周辺部に位置する。エオジン染色性の強い直径 2-3 μm の卵黄球が細胞質中に現れる。ヘマトキシリン染色性は、大きな核では弱いですが、収縮が始まった核では強くなる。

STAGE VI (Fig. 4-1F) : 細胞は直径 170~300 μm で、エオジン染色性の強い卵黄球で満たされる。細胞の周辺部は弱いヘマトキシリン染色性を示す。核は直径 7 μm 程度に収縮し、細胞の周辺部に移動し、ヘマトキシリン染色性が強くなる。

STAGE VII (Fig. 4-1G) : 細胞の直径は 210~280 μm であり、櫛胞細胞の代わりにヴィテリン膜が覆うことをのぞいて、Stage VI の形態と同じである。Stage VII の卵母細胞は観察を行った 32 個体中 1 個体のみで確認された。

キシエビの卵母細胞では、上述の 7 つの発達段階を通して表層桿状体は現れなかつ



Figs. 4-1. Oocyte development of *Metapenaeopsis dalei*; A, Stage I; B, Stage II; C, Stage III; D, Stage IV; E, Stage V; F, Stage VI; G, Stage VII. Bars represent 50 μm and abbreviations denote as follows; gv, germinal vesicle; oo, ooplasm; nu, nucleoli; fc, follicle cell; gl, globule; yg, yolk granule; ve, vitelline envelope.

た。アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの卵母細胞の形態は、Stage VII を確認することができなかったことを除いてキシエビのものと同じであり、Stage VI においても表層桿状体は現れなかった(Fig. 4-2)。また、キシエビ(CL 14.8 mm, GSI 7.42)では Stage III, V, VII が、アカエビ(CL 15.6 mm, GSI 6.9)では Stage III, V, VI が、シナアカエビ(CL 18.3 mm, GSI 8.25)では Stage II, III, V, VI が、ミマセアカエビ(CL 14.6 mm, GSI 5.93)では Stage II, III, VI の卵母細胞が、それぞれ共存していた(Fig. 4-3)。このようにキシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは、成熟の進んだ Stage VI または VII の卵母細胞とともに、いろいろな発達段階の未成熟な卵母細胞が共存した。

卵母細胞の発達段階別に出現の季節変化を観察した。キシエビでは、Stage I~IV は毎月、Stage V は 6 月と 8 月を除く毎月、Stage VI は 4, 6, 7, 8, 10, 11, 3 月に、Stage VII は 3 月にのみ確認された (Table 4-1)。アカエビでは、Stage V は 5~10 月の毎月、Stage VI は 6, 8, 9, 10 月に確認された(Table 4-2)。シナアカエビでは、Stage V は 5~11 月の毎月、Stage VI は 5, 7, 8 月に確認された(Table 4-3)。ミマセアカエビでは、Stage V は 5~9 月の毎月、Stage VI は 5, 6, 7, 10 月に確認された(Table 4-4)。このように、Stage V 以上に発達した卵母細胞は、キシエビでは周年、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは初夏から秋に出現した。

GSI と卵母細胞の発達段階との対応を検討するために、GSI クラス別に Stage V および VI-VII の卵母細胞を有する個体の出現割合をみた。キシエビでは、 $GSI < 2$ で 16.7 および 0%， $2 \leq GSI < 4$ で 28.6 および 0%， $4 \leq GSI < 6$ で 62.5 および 12.5%， $6 \leq GSI < 8$ で 33.3 および 66.7%， $8 \leq GSI < 10$ で 0 および 100%であった(Fig. 4-4)。アカエビでは、 $GSI < 2$ でどちらも 0%， $2 \leq GSI < 4$ では 50.0 および 40.0%， $4 \leq GSI < 6$ では 66.7 および 33.3%， $6 \leq GSI < 8$ では 33.3 および 66.7%であった(Fig. 4-5)。シナアカエビでは、 $GSI < 2$ でどちらも 0%， $2 \leq GSI < 4$ では 85.7 および 14.3%， $4 \leq GSI < 6$ では 83.3 および 16.7%， $6 \leq GSI < 8$ では 66.7 および 33.3%， $8 \leq GSI < 10$ で 0 および 100%であった(Fig. 4-6)。ミマセアカエビでは、 $GSI < 2$ で 25.0 および 0%， $2 \leq GSI < 4$ では 50.0 および 0%， $4 \leq GSI < 6$ では 42.9 および 57.1%， $6 \leq GSI < 8$ では 100 および 0%， $8 \leq GSI < 10$ で 33.3 および 66.7%であった(Fig. 4-7)。このように、GSI の高い個体ほど Stage V および Stage VI-VII に発達した卵母細胞の出現率は高く、キシエビでは GSI 4 以上、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは GSI 2 以上の個体の 50%以上が、卵黄の蓄積の進んだ Stage V 以降の卵母細胞を有していた。

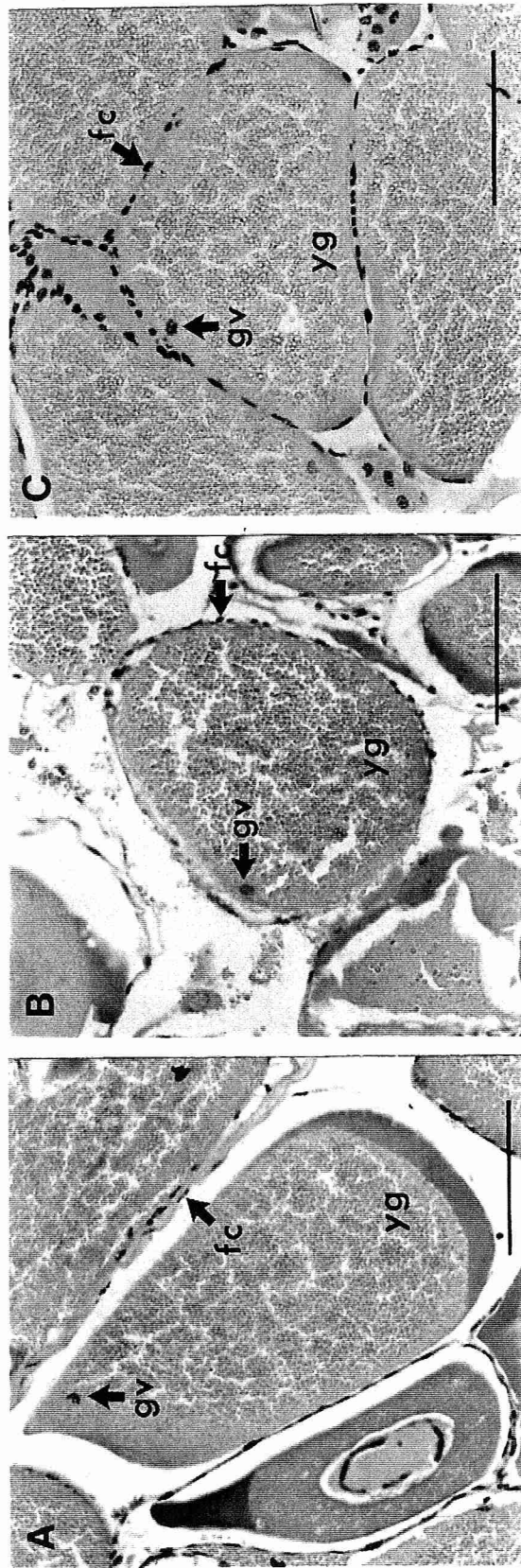


Fig. 4-2. Stage VI (late phase of the prematuration stage) oocytes of the *Metapenaeopsis* shrimps: A, *M. barbata* (CL 15.6 mm, GSI 6.9); B, *M. sinica* (CL 18.3 mm, GSI 8.25); C, *M. aegyptia* (CL 14.6 mm, GSI 5.93); fc, follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bars, 100 μ m.

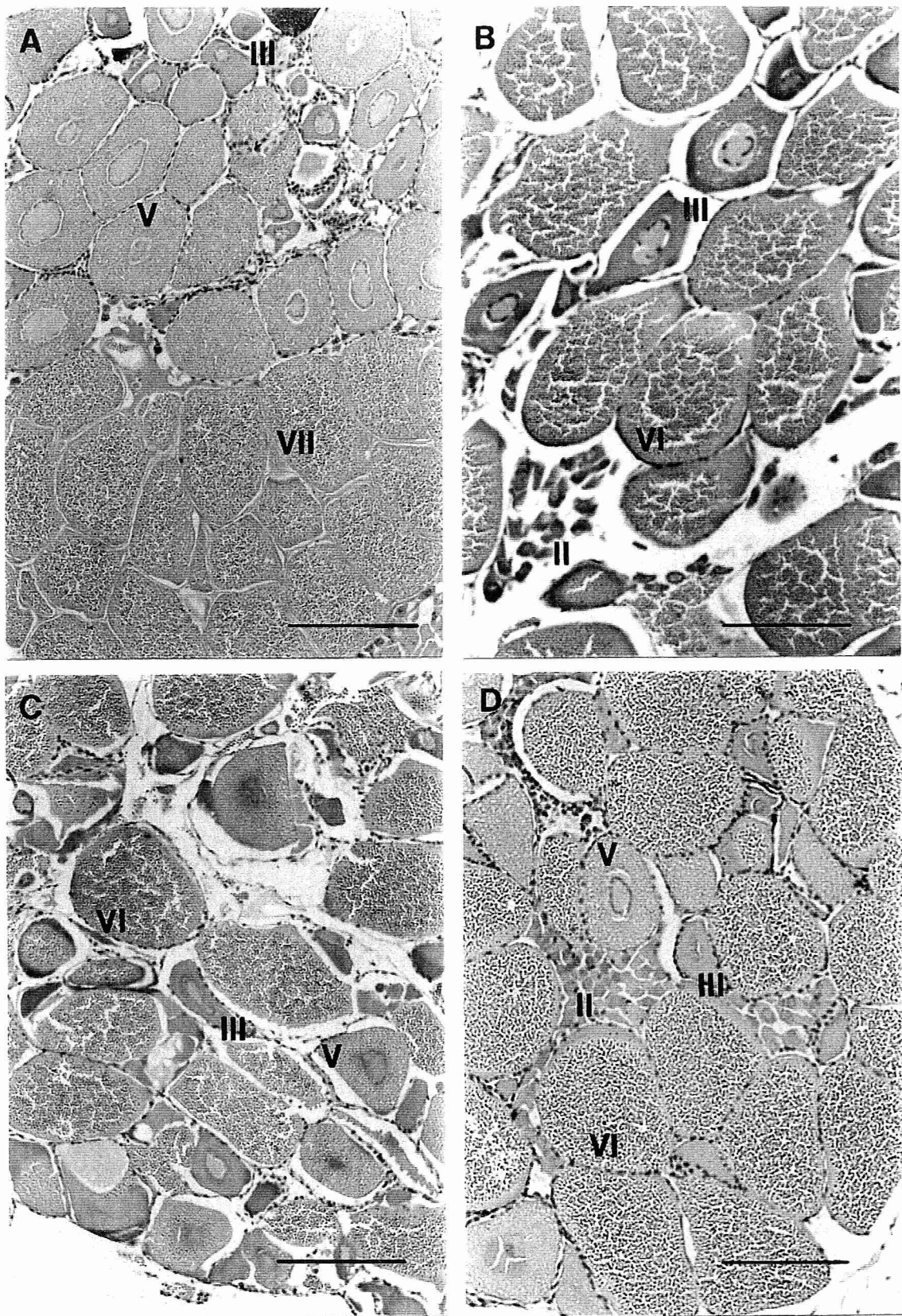


Fig. 4-3. Sections of the ovary of the *Metapenaeopsis* shrimps including Stage VII (maturation stage) or VI (late phase of the pre-maturation stage) oocytes: A, *Metapenaeopsis dalei* (CL 14.8 mm, GSI 7.42), bar 200 μ m; B, *M. aegyptia* (CL 14.6 mm, GSI 5.93), bar 100 μ m; C, *M. barbata* (CL 15.6 mm, GSI 6.9), bar 100 μ m; D, *M. sinica* (CL 18.3 mm, GSI 8.25), bar 100 μ m. Roman numerals denote the developmental stages respectively.

Table 4-1. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis dalei* collected in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Stage	1995 Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	1996 Feb.	Mar.
I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
II	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
III	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
V	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
VI	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	+
VII	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

Table 4-2. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis barbata* collected in Tosa Bay from April to November in 1995

Stage	1995							
	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
I	+	+	+	+	+	+	+	+
II	-	+	+	+	+	+	+	+
III	-	+	+	+	+	+	+	+
IV	-	+	+	-	-	+	-	-
V	-	+	+	+	+	+	+	-
VI	-	-	+	-	+	+	+	-

Table 4-3. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis sinica* collected in Tosa Bay from April 1996 to March 1997

Stage	1996						1997					
	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.
I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
II	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
III	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
IV	-	+	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-
V	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
VI	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-

Table 4-4. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis aegyptia* collected in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Stage	1995								1996		
	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Feb.	Mar.
I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
II	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-
III	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
IV	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-
V	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
VI	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-

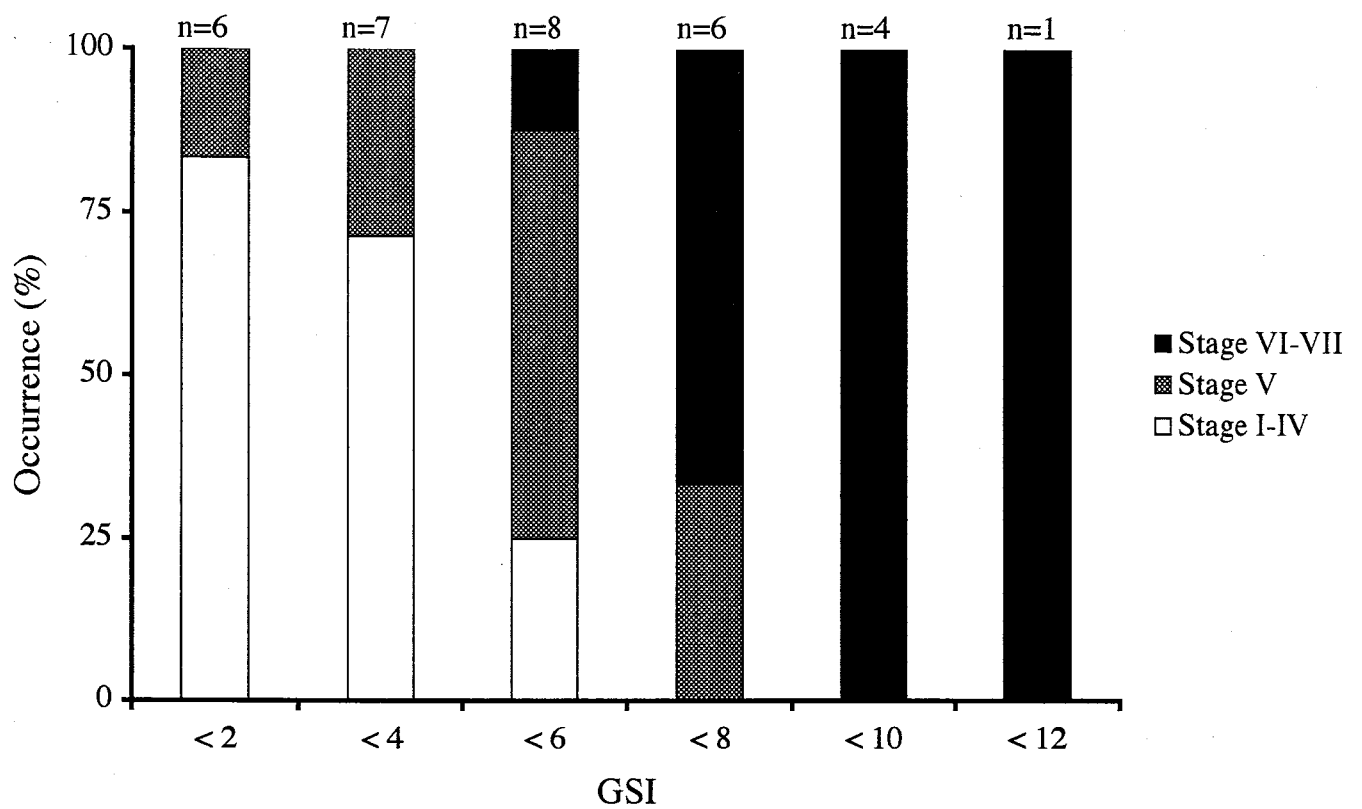


Fig. 4-4. Relationship between the GSI class and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI-VII (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte, maturation stage) in *Metapenaeopsis dalei* in Tosa Bay.

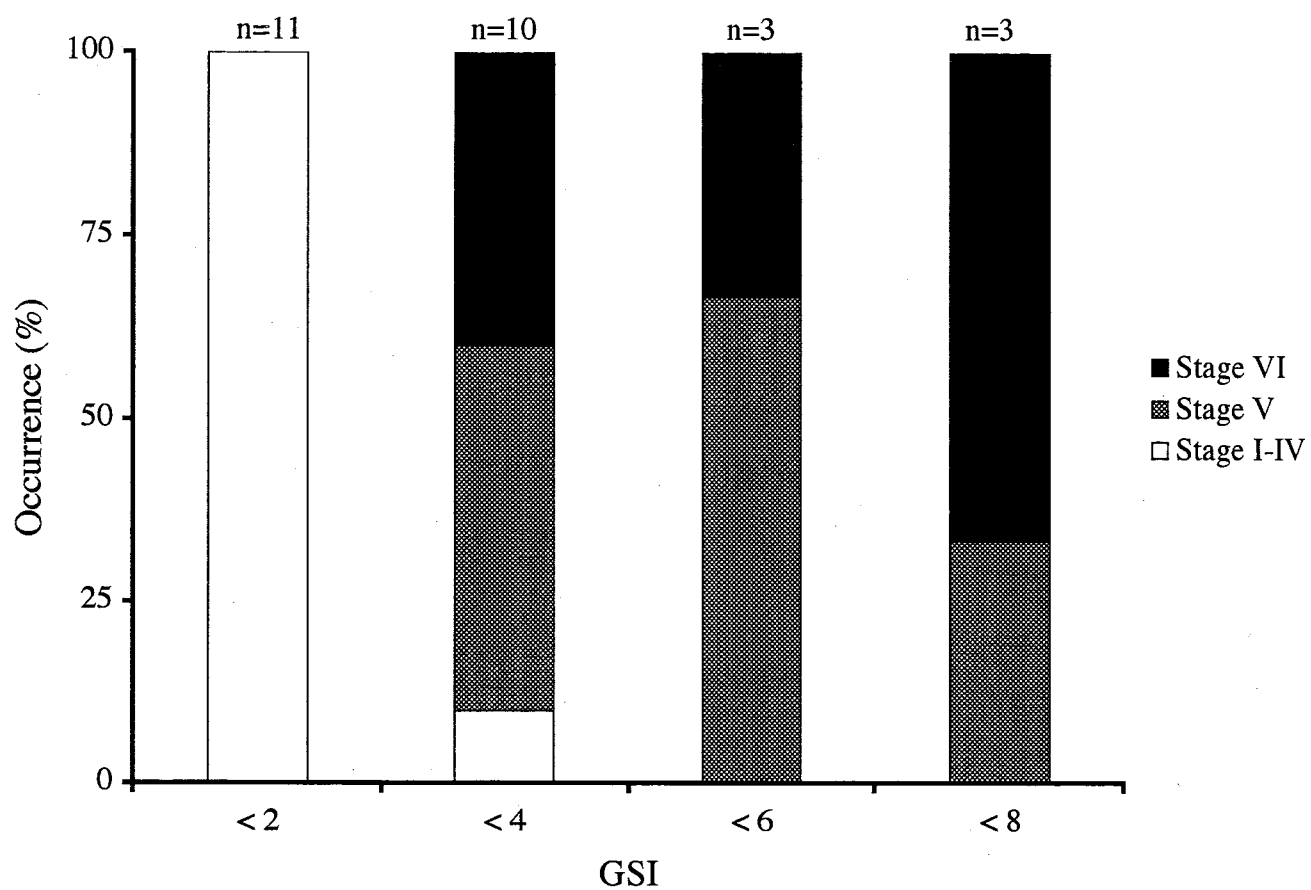


Fig. 4-5. Relationship between the GSI and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte) in *Metapenaeopsis barbata* in Tosa Bay.

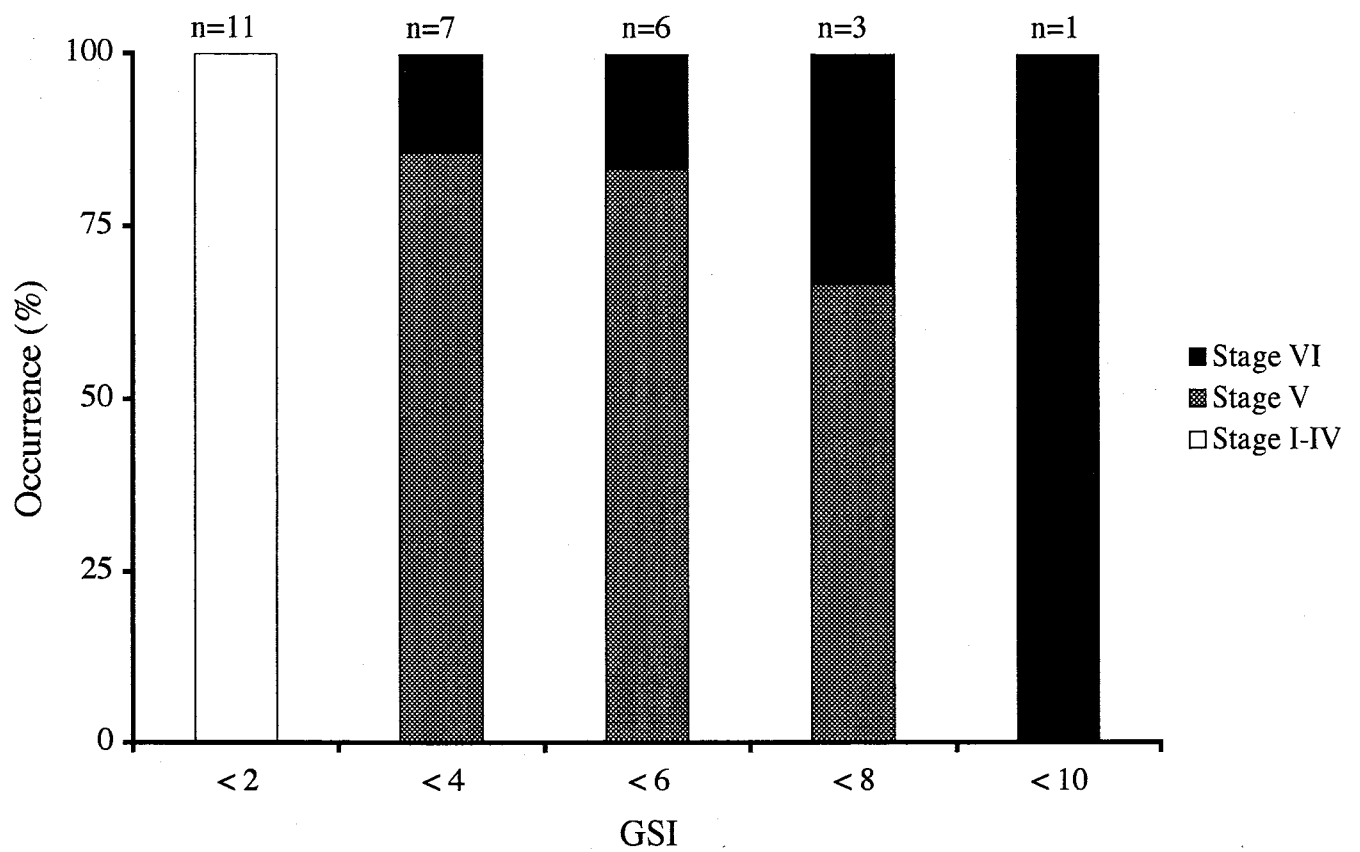


Fig. 4-6. Relationship between the GSI and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte) in *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay.

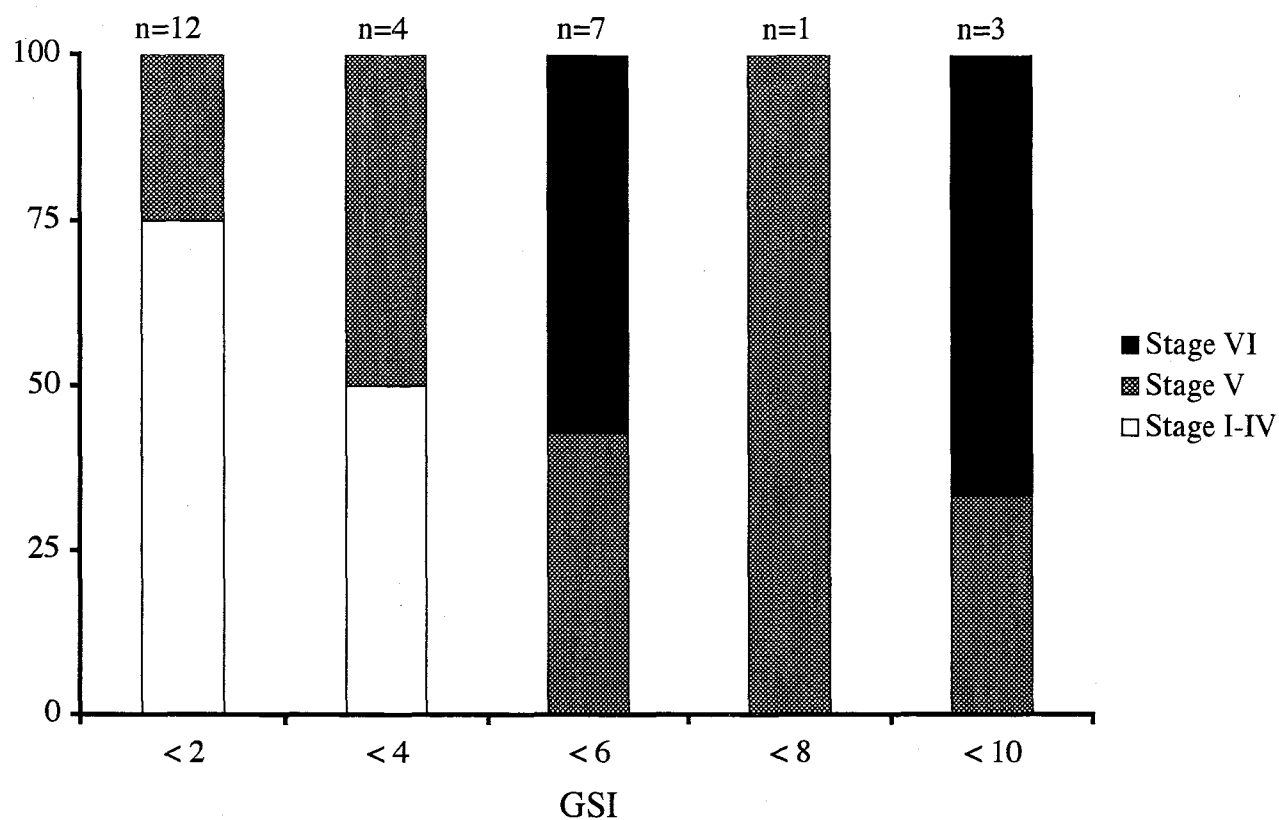


Fig. 4-7. Relationship between the GSI and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte) in *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay.

考察

クルマエビ科の卵母細胞の発達段階は、クルマエビにおいて組織学的に詳しく観察され、10段階に区別されている(Yano, 1988). 本研究におけるキシエビの卵母細胞の発達段階は、次のようにクルマエビのものに対応させることができる.

Stage I は接合期(synapsis stage)であり, Stage II は染色仁期(chromatin nucleus stage)と周辺仁期前期(early perinucleolus stage)を含む. Stage III は嚢胞細胞の出現により周辺仁期後期(late perinucleolus stage)に相当する. Stage IV の細胞質中に油球が出現したことから, 油球期(oil globule stage)I, II および無卵黄期(yolkless stage)を含むと考えられた. Stage V は細胞質中における卵黄球の出現および核の縮小と周辺部への移動(Germinal Vesicle Break Down, GVBD)の始まりが認められ, 卵黄球期(yolk granule stage)と前成熟期(pre-maturation stage)の前期を含むと考えられた. しかし, クルマエビにおける前成熟期の指標として重要な表層桿状体は認められなかった. Stage VI は核の縮小と周辺部への移動が起こっており, 前成熟期の後期に相当したが, やはり表層桿状体は認められなかった. Stage VII は嚢胞細胞が消失していることから排卵後の成熟期(maturation stage)に相当すると考えられた. この産卵直前の段階においても表層桿状体は認められなかった.

表層桿状体(cortical crypts, jelly-like substance, cortical specializations, rod-shaped bodies, peripheral bodiesなどの名称で呼ばれる)はこれまでに卵母細胞が観察されたすべてのクルマエビ科とイシエビ科で報告されており(Hudinaga, 1942; King, 1948; 池松, 1963; 岡・白旗, 1965; 岡, 1967; Tuma, 1967; Martosubroto, 1974; Anderson *et al.*, 1984; Yano, 1988; Tan-Fermin and Pudadera, 1989; Medina *et al.*, 1996; 日下部, 1997), その出現はクルマエビ科の卵母細胞における前成熟期の重要な指標とされてきた(Dall, *et al.*, 1990). しかし, キシエビ, アカエビ, シナアカエビ, ミマセアカエビでは, GVBDが起こっている Stage VI においても表層桿状体は出現せず, キシエビでは排卵された Stage VII でさえ表層桿状体は出現しないことが確認された. ここで扱ったアカエビ属4種ともに表層桿状体が出現しなかったことから, 表層桿状体が出現しないことはアカエビ属に一般的な形質である可能性が強いと考えられた. また, 他のエビの分類群でも卵母細胞に表層桿状体を持たない種が観察された場合, 本研究で定義したキシエ

ビの卵母細胞の発達段階区分が適用できると考えられる。

表層桿状体は卵が産卵された時に海水との反応によって卵を覆うゼリー状物質を放出し(Clark and Lynn, 1977; Pillai and Clark, 1987), 結果として卵の体積は減少する(Clark *et al.*, 1980). 表層桿状体を持つクルマエビでは, 成熟期卵母細胞の直径は 224~288 μm (Yano, 1988), 放出された卵の直径は 0.24 mm および第 1 ノープリウスの体長は 0.30~0.34 mm (水温 27~29°C) である(Hudinaga, 1942). これに対し, 表層桿状体を持たないキシエビでは, 本研究で示された成熟期卵母細胞の直径は 210~280 μm とクルマエビとほぼ同じであったが, 放出された卵の直径 0.35 mm および第 1 ノープリウスの体長 0.35~0.41 mm (水温 24.0~26.0°C) であり(Choi and Hong, 2001), クルマエビより大きい. キシエビの卵はゼリー状物質が放出されないために産卵後の容積減少が起こらず, このような結果となったと考えられた. しかし, キシエビと同じく表層桿状体を持たないと考えられるアカエビでは, 放出された卵の直径 215 μm および第 1 ノープリウスの体長 0.296 mm (水温 27°C) であり(Ronquillo and Saisho, 1997), クルマエビやキシエビより小さい. したがって, クルマエビ科における表層桿状体の有無による卵径やふ化幼生の体サイズの変化は未だ明らかとは言えない. このため, 飼育実験を行って水温による卵径やふ化幼生の体サイズの変化を明らかにすることが必要である.

Clark and Lynn (1977), Clark *et al.* (1980), Pillai and Clark (1987)が行ったような卵と海水との反応の直接的な観察は, アカエビ属では未だ行われていない. ゼリー状物質の放出は受精時ではなく卵の海水との接触時に起こることから(Clark and Lynn, 1977; Pillai and Clark, 1987), 精子の誘導や捕捉といった受精の促進がゼリー状物質の役割であると思われる. したがって, 卵母細胞に表層桿状体を持つ種と持たない種では, 産卵から受精までの過程が異なる可能性があり, 生物学的に興味深い.

同一卵巢内に成熟の進んだ Stage VI または VII の卵母細胞といろいろな発達段階の未成熟な卵母細胞が共存したことから, ここで観察を行った 4 種のアカエビは同一産卵期に複数回の産卵を行うと考えられた. 同一産卵期における複数回産卵は, 西オーストラリアのフトミゾエビ(Penn, 1980), オーストラリア北部のカーペンタリア湾の *Fenneropenaeus merguensis* (Crocos and Kerr, 1983), 大阪湾のサルエビ(日下部, 1997)などの他のクルマエビ科でも報告されている.

日本周辺のクルマエビでは, 産卵後から新たな卵黄球期の卵母細胞が確認されるま

で 37 日間かかっている(Yano, 1984). 一方で、卵母細胞において GVBD の進行する時間は 5~11 時間であり、前成熟期以降の卵母細胞が産卵されるまでの時間は非常に短い(Yano, 1988). したがって、キシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビにおいても、GVBD の進行している Stage VI, VII では産卵に至るまでの時間は非常に短いと考えられる。また、Stage V は前成熟期前期を含むことから、この段階の卵母細胞にも産卵までの時間が短いものが存在すると考えられた。したがって、Stage V の出現を産卵の指標とすることができ、Stage VI または VII とともに Stage V の卵母細胞が同一卵巣内に確認されたこれら 4 種の産卵間隔はかなり短いと考えられた。今後、産卵期中の産卵回数と 1 回当たりの産卵数を明らかにする必要がある。

GSI と産卵の指標と考えられた Stage V の出現率の対応から、キシエビでは GSI 4 以上で、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは GSI 2 以上が成熟していると考えられた。また、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは Stage V 以上に発達した卵母細胞は 5~10 月または 5~11 月に出現しており、この間に産卵が行われたことが示された。一方、キシエビでは、Stage V 以上に発達した卵母細胞は毎月出現しており、周年にわたって産卵が行われていることが示された。

我が国周辺の浅海域に生息するクルマエビ科の産卵期は、多くの種において夏を中心とした高水温期であるとされてきた(Hudinaga, 1942; 安田, 1949, 1956; 前川・八柳, 1953, 1954, 1955, 1956a, 1956b, 1957a; 1957b; 池松, 1963; 田染・能津, 1970; 小坂, 1977, 1979; 上田, 1987, 1990; 宮本・有江, 1992; 阪地他, 1992; 安部他, 1995; 日下部, 1997). アカエビの産卵期は瀬戸内海(前川・八柳, 1953; 阪地他, 1992)や有明海(池松, 1963)で初夏から秋であると報告されている。キシエビにおいても、周防灘(八柳・前川, 1957a)や仙台湾(小坂, 1977)では 7, 8 月にのみ成熟した個体が報告されている。シナアカエビとミマセアカエビでは産卵期は報告されていなかった。

本研究では、キシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの卵母細胞は、これまで知られている他のクルマエビ科エビ類のものと異なり、排卵までの発達段階のすべてにおいて表層桿状体を持たないことを明らかとし、そのような形質はアカエビ属に一般的であると考察した。また、これら 4 種は同一産卵期内に複数回の産卵を行うと考えられた。土佐湾におけるアカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの産卵期は初夏から秋であり、これまでの我が国周辺の多くのクルマエビ科エビ類について

の報告とほぼ同じであることが明らかとなった。一方で、キシエビの周年にわたる産卵は、我が国周辺のみならず温帯域のクルマエビ科エビ類で初めて確認された。

第5章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成長と個体群構造

我が国におけるアカエビ属などの小型クルマエビ科エビ類の生活史の研究は、小型底びき網漁業の盛んな瀬戸内海を中心に行われてきた。これらの中には、研究者や水域によって成長や寿命で異なる結果が示されているものもあり（安田，1956；八柳・前川，1957a；前川，1961；池松，1963；小坂，1977；松宮・岡，1977；阪地他，1992），議論が十分とは言えない。ここでは、土佐湾大陸棚上におけるクルマエビ科主要4種の生活史の解明の一環として、第4章で明らかにした産卵生態に関する知見、および頭胸甲長(CL)組成およびCL階級別のGSI組成の季節変化から、成長および個体群の世代構造を明らかにする。また、他水域における結果との比較を行う。

材料と方法

第2章に示した材料と方法で述べた標本のうち、土佐湾におけるそれぞれの種の分布水深を十分に捉えた調査年度、すなわちキシエビ(Fig. 3-7)、アカエビ(Fig. 3-9)、ミマセアカエビ(Fig. 3-10)では1995調査年度、シナアカエビ(Fig. 3-12)では1996調査年度の標本を用いた。各月、標本が採集されたすべての水深帯において雌雄各50個体、採集個体数が各50個体に満たない場合は全個体の頭胸甲長(CL)を測定した。これらの標本の中から雌雄各20個体、採集個体数が各20個体に満たない場合は全個体の体長(BL)と体重(BW)を測定し、雌については生殖腺重量(GW)の測定により生殖腺重量指数($GSI = 100 \text{ GW} / \text{BW}$)を求めた。一部には、第4章で観察した生殖腺の組織学的観察の結果も用いた。ここで用いた標本には第4章で用いたものも含む。

結果

1. キシエビ *Metapenaeopsis dalei*

1995調査年度における雌雄別のCL組成の季節変化および雌のCL階級別のGSI組成の季節変化をFig. 5-1に示した。

CL組成から、4～7月の雌および4～8月の雄では大型群、7～12月では雌雄とも小型群、2～3月では雌雄ともそれらの中間的な組成となる変化が概観できた。また、

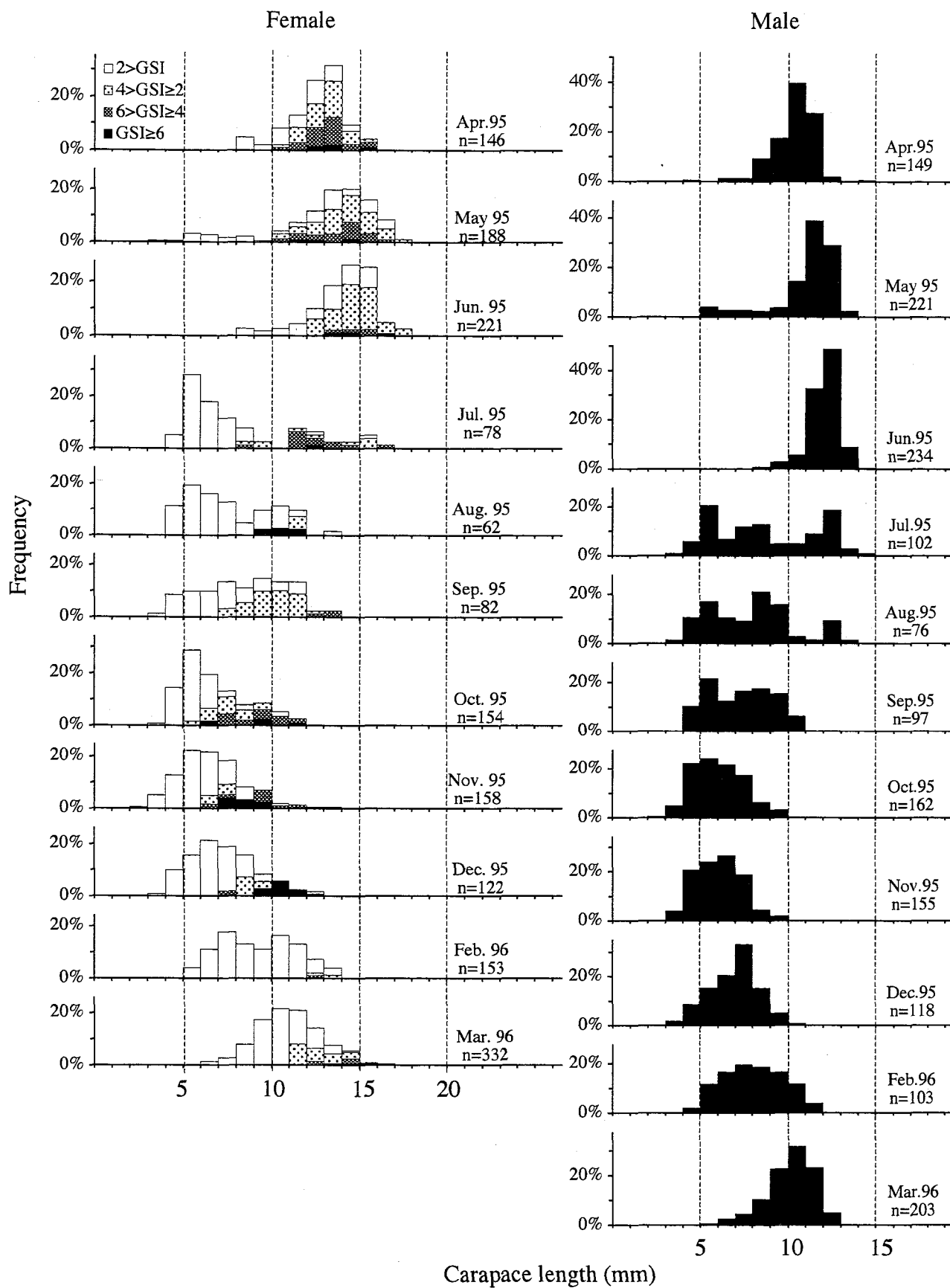


Fig. 5-1. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis dalei* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996 with indication of female GSI classes in each CL class.

GSI 4 以上に発達した生殖腺を有する雌が周年にわたって出現した。雌の成熟が始まる体サイズは大型群では CL 10~14 mm であったが、10~12 月の小型群では CL 6~8 mm であった。

4~7, 8 月の大型群は、雌 CL 10~18 mm および雄 CL 8~15 mm の範囲にあった。期間中にモードおよび CL 範囲が右へ移動したことにより成長が確認され、最大で雌 CL 17.2 mm および雄 CL 14.9 mm となった。4~5 月では CL 10 mm 以上および 6 月では CL 13 mm 以上の雌で生殖腺の発達が見られ、第 4 章で成熟の指標とした GSI 4 以上の個体が常に出現した。この大型群とは別に、5 月に雌雄とも CL 3~10 mm の小型群がわずかに現れた。しかし、この群では雌の生殖腺の発達は見られず、6 月以降における存在は明瞭ではなかった。

7~12 月の小型群では、体サイズは最大個体でも雌 CL 13.5 mm および雄 CL 10.8 mm であった。7~12 月には常に CL 3~5 mm の小型個体が出現し続けたことから、新規発生個体の加入が常に起こっていたことが示された。8~9 月の雌および 7~9 月の雄では、5~6 mm のモードの他に雌 9~11 mm および雄 8~9 mm にもモードがあったが、10 月には雌雄とも 5~6 mm のモードのみとなった。11 月には雌 5~6 mm および雄 6~7 mm に、12 月には雌 6~7 mm および雄 7~8 mm にモードを持つ単峰性となった。GSI 4 以上を示す個体は、7 月には CL 8 mm 以上で、8 月には CL 9 mm 以上で、9 月には CL 12 mm 以上で観察された。10 月以降には生殖腺の発達し始める体サイズは小型化し、GSI 4 以上を示す個体は 10, 11 月には CL 6mm 以上で、12 月には CL 7 mm 以上で観察された。

2~3 月には、雌雄とも CL 5 mm 以下の個体が採集されなくなったことおよび CL 範囲とモードの右への移動により、加入の中断と成長が示された。これにより、前年の 4~7, 8 月に観察された大型群につながることを示唆された。2 月には発達した生殖腺を持つ雌個体の割合は大きく減少したが、GSI 4 以上の個体が 1 個体採集された。3 月には CL 11 mm 以上のもので生殖腺の発達が見られ、GSI 4 以上のものもあった。

採集されたキシエビ標本の体サイズは雌 CL 3.0~17.2 mm および雄 CL 3.3~14.9 mm であり、CL と BL の関係は雌で $BL = 3.89CL + 2.66$ ($r=0.994$, $n=767$), 雄で $BL = 4.44CL - 0.14$ ($r=0.991$, $n=808$)であった (r , 相関係数; n , 測定個体数)。毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった。そこで、コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて世代別に雌雄の CL 組成の違いを検定したところ、4, 5, 6, 2, 3 月の大

型群および 9 月の小型群において 1%の危険率で有意差が認められた (Table 5-1). つまり, 2~6 月の大型群では雌の体サイズは雄より大きくなるのに対し, 9 月を除く 7~12 月の小型群では雌雄の体サイズに差は認められなかった.

2. アカエビ *Metapenaeopsis barbata*

1995 調査年度におけるアカエビの雌雄別の CL 組成および雌の CL 階級別 GSI 組成の季節変化を Fig. 5-2 に示した.

採集された標本の最小体サイズ階級は 10~12 月においてほぼ 4~5 mm であったが, 2 月には 5~6 mm, 3 月には 6~7 mm となったことから, アカエビの加入は 10~2 月に起こっていたと考えられた. この間, CL の分布幅は広く複数のモードが存在したことから, 加入は複数回に分かれて起こったと考えられた. 4~8 月ではモードと分布幅の右への移動によって明瞭な成長が認められ, 最大で雌 CL 26.3 mm および雄 CL 21.1 mm にまで成長し, 12 月までにほぼ消滅した. 第 4 章で明らかにしたように土佐湾におけるアカエビの産卵期は初夏から秋であるので, このような CL 組成の季節変化から, 土佐湾におけるアカエビはほぼ 1 年でその生活史を完結していると考えられた.

10 月には, 当年発生群にも成熟の指標となる GSI 2 以上を示す個体が出現した. そのうち CL 12.9 mm GSI 3.34 の個体は Stage VI の卵母細胞を有しており (Fig. 5-3), 当年発生群にも成熟に至るものが存在することが確認された. したがって, 土佐湾におけるアカエビでは, 前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが, 秋には当年発生群の一部も産卵を行うと判断された.

12 月から 3 月において各月の最小個体が大型化していたことから, 冬季の成長がうかがわれた. これを確認するために, 1995 年級群の CL 組成について 12 月と 2 月および 2 月と 3 月をコルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて比較した. その結果, 雌ではそれぞれ危険率 1%および 5%で, 雄では 12 月と 2 月の間に危険率 1%で有意差が認められ (Table 5-2), 土佐湾におけるアカエビは冬季でも成長すると判断された.

採集されたアカエビ標本の体サイズは雌 CL 4.1~26.3 mm および雄 CL 3.3~21.1 mm であり, CL と BL の関係は雌で $BL = 3.86CL + 6.01$ ($r=0.99$, $n=720$), 雄で $BL = 4.31CL + 1.34$ ($r=0.99$, $n=403$)であった. 毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった. そこで, コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて雌雄の CL 組成の違いを

Table 5-1. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis dalei* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Generation	Date	Number		<i>D</i>
		female	male	
Large generation	Apr.95	146	149	0.685 **
	May.95	194	221	0.627 **
	Jun.95	221	234	0.684 **
	Jul.95	21	37	0.320
Small generation	Jul.95	57	65	0.163
	Aug.95	62	76	0.142
	Sep.95	82	97	0.255 **
	Oct.95	154	162	0.148
	Nov.95	158	155	0.132
	Dec.95	122	118	0.124
Large generation	Feb.96	153	103	0.263 **
	Mar.96	332	203	0.237 **

D , maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

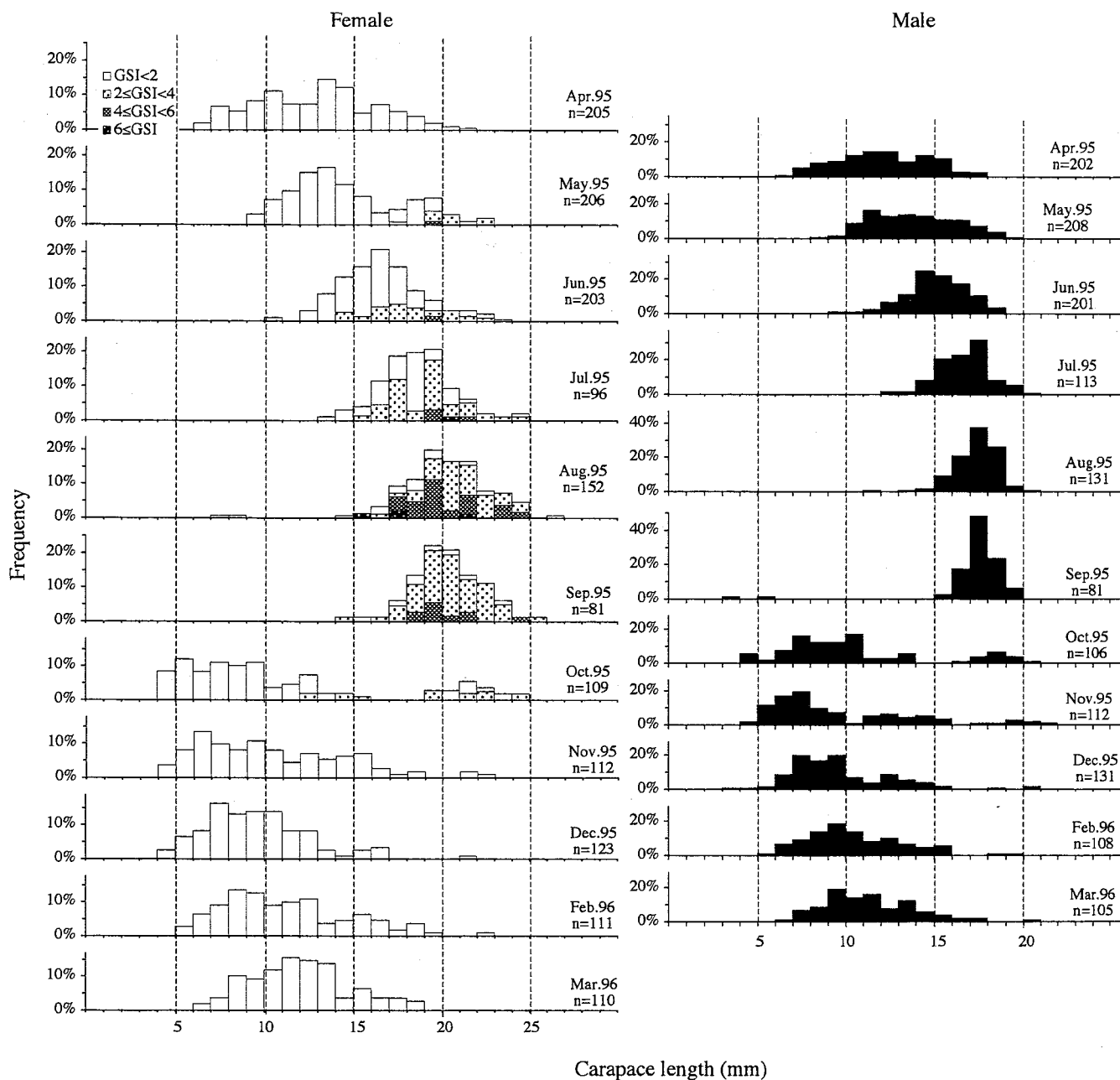


Fig. 5-2. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis barbat* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996 with indication of female GSI classes in each CL class.

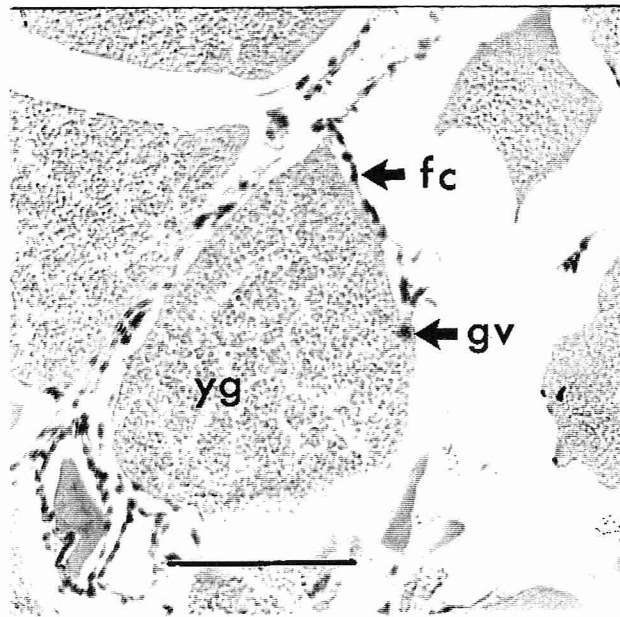


Fig. 5-3. Stage VI oocyte in the ovary of a female specimen (CL 12.9mm, GSI 3.34) of *Metapenaeopsis barbata*, which was collected in October 1995 and estimated to be born in 1995; fc, follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bar, 100 μ m.

Table 5-2. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of 1995 year class of December 1995 and February 1996 and between those of February and March 1996 in *Metapenaeopsis barbata* in Tosa Bay

	Number			<i>D</i>	
	Dec.95	Feb.96	Mar.96	Dec.95 - Feb.96	Feb. 96 - Mar. 96
female	122	109	110	0.308 **	0.195 *
male	128	106	104	0.330 **	0.148

D , maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

年級群別に検定した。その結果、1995年5、6、7、8、9、10月の1994年級群（前年発生群）において1%の危険率で有意差が、1995年4月の1994年級群（前年発生群）および11月の1995年級群（当年発生群）で5%の危険率で有意差が認められた（Table 5-3）。したがって、土佐湾におけるアカエビでは、産まれてから翌年の春までは雌雄の体サイズに差は認められないが、それ以降は雌の方が大きくなると考えられた。

3. シナアカエビ *Metapenaeopsis sinica*

1996 調査年度におけるシナアカエビの雌雄別の CL 組成および雌の CL 階級別 GSI 組成の季節変化を Fig 5-4 に示した。

採集された標本の最小体サイズは 9～3 月において雌雄ともほぼ CL 3～5 mm であったが、4 月には雌 CL 6～7 mm および雄 CL 7～8 mm となったことから、シナアカエビの加入は 9～3 月に起こっていたと考えられた。CL 5 mm 以下の個体の割合は 10 月に少なくなり 11 月に再び増加したことから、加入が 10 月前後に一時低調となったことを示した。2～8 月ではモードと分布の右への移動によって明瞭な成長が認められ、最大で雌 CL 21.8 mm および雄 CL 18.6 mm にまで成長し、12 月までにほぼ消滅した。第 4 章で明らかにしたように、土佐湾におけるシナアカエビの産卵期は初夏から秋であるので、このような CL 組成の季節変化から、土佐湾におけるシナアカエビの生活史はほぼ 1 年であると考えられた。

10 月には、CL 4～9 mm の当年発生群にも GSI 2 以上を示す個体が出現した。そのうち、CL 8.29 mm GSI 5.46 の個体は核の縮小が起こりつつある Stage V の卵母細胞を有しており（Fig. 5-5）、当年発生群にも成熟に至るものが存在することが確認された。以上から、土佐湾におけるシナアカエビでは、前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが、秋には当年発生群の一部も産卵を行うと判断された。1996 年においては、当年発生群の成熟が見られた 10～11 月には前年発生群がほとんど姿を消しており、産卵期の途中で産卵群の世代が交代していることを示していた。

1 月から 3 月において CL 組成のモードが大型化していたことから、冬季の成長がうかがわれた。これを確認するために、1996 年級群の CL 組成について 1 月と 2 月および 2 月と 3 月をコルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて比較した。その結果、雌ではそれぞれ危険率 1%で、雄ではそれぞれ危険率 1%および 5%で有意差が認められた（Table 5-4）。したがって、土佐湾におけるシナアカエビは、アカエビと同様

Table 5-3. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis barbata* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Generation	Date	Number		<i>D</i>	
		female	male		
1994 year class	Apr.95	205	202	0.151	*
	May.95	206	208	0.165	**
	Jun.95	203	201	0.283	**
	Jul.95	96	133	0.472	**
	Aug.95	150	131	0.702	**
	Sep.95	81	79	0.702	**
	Oct.95	20	17	0.791	**
	Oct.95	89	89	0.180	
1995 year class	Nov.95	109	104	0.204	*
	Dec.95	122	128	0.089	
	Feb.96	110	106	0.116	
	Mar.96	110	104	0.145	

D , maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

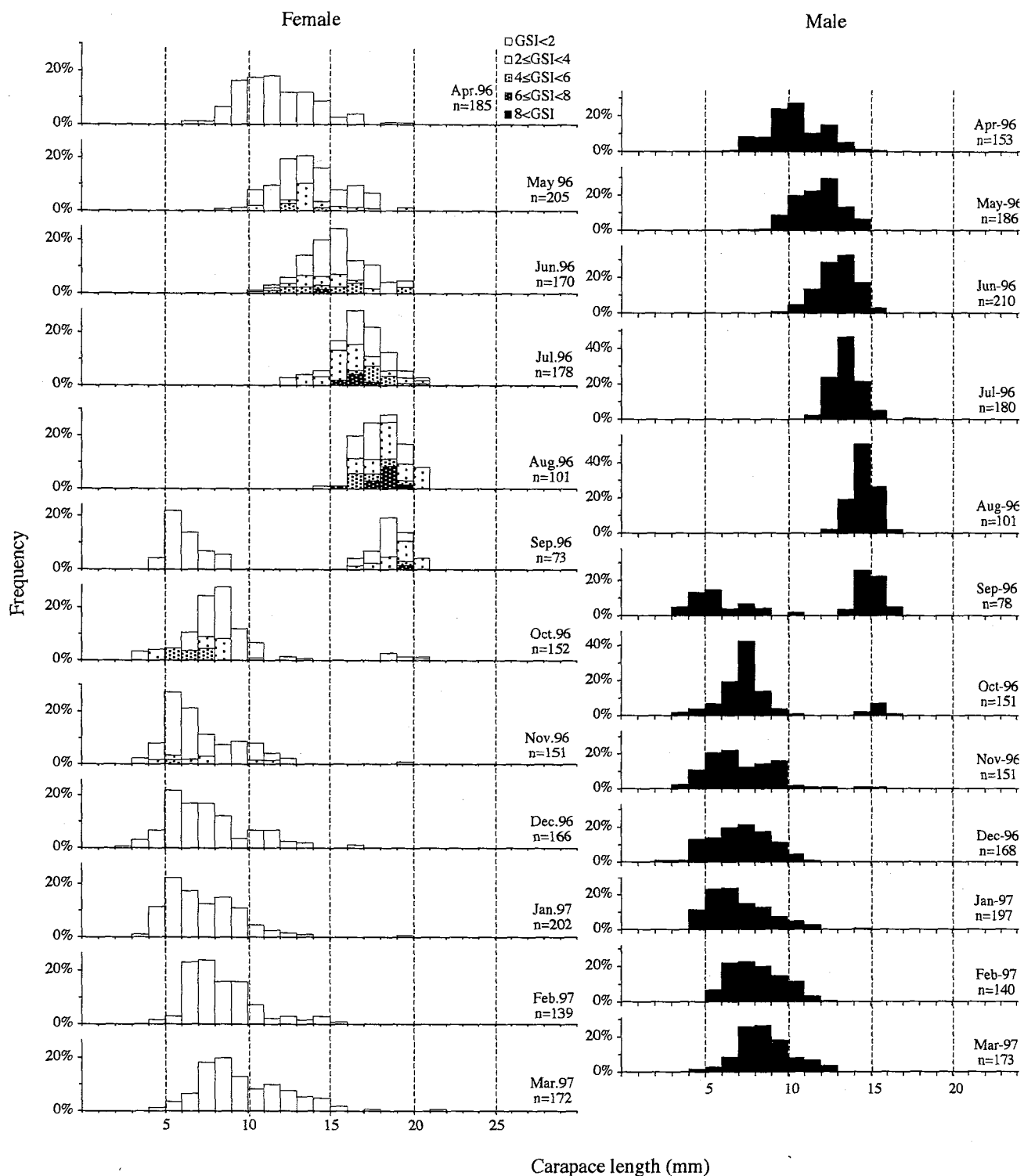


Fig. 5-4. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay from April 1996 to March 1997 with indication of female GSI classes in each CL class.

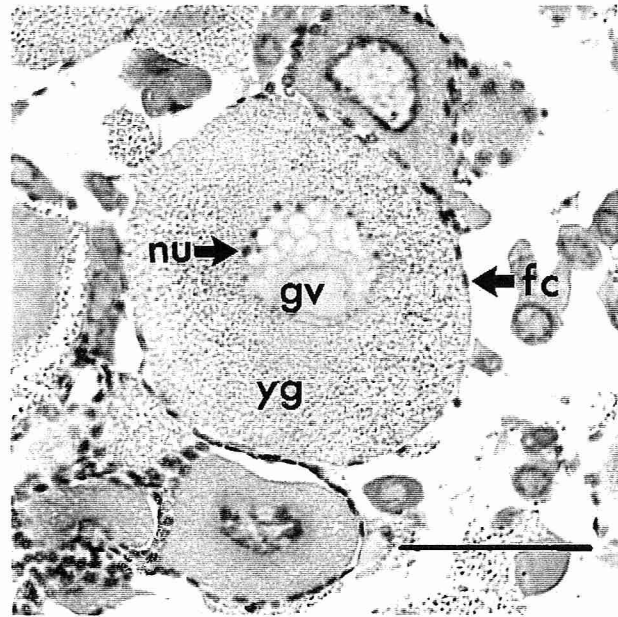


Fig. 5-5. Stage V oocyte with shrinking its germinal vesicle in the ovary of a female specimen (CL 8.29mm, GSI 5.46) of *Metapenaeopsis sinica*, which was collected in October 1996 and estimated to be born in 1996; fc follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bar, 100 μ m.

Table 5-4. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of 1996 year class of January and February 1997 and between those of February and March 1997 in *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay

	Number			<i>D</i>	
	Jan.97	Feb.97	Mar.97	Jan. 97 - Feb. 97	Feb. 97 - Mar. 97
female	200	139	168	0.641 **	0.219 **
male	122	109	110	0.308 **	0.195 *

D , maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

に冬季でも成長していたと判断された。

採集されたシナアカエビ標本の体サイズは雌 CL 4.2~21.4 mm および雄 CL 3.5~18.6 mm であり, CL と BL の関係は雌で $BL = 4.00CL + 3.74$ ($r=0.99$, $n=840$), 雄で $BL=4.37CL+1.68$ ($r=0.99$, $n=857$)であった。毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった。そこで, コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて雌雄の CL 組成の違いを年級群別に検定した。その結果, 1996 年 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 月の 1995 年級群 (前年発生群) および 1996 年 10 月の 1996 年級群 (当年発生群) において 1% の危険率で, 1997 年 3 月の 1996 年級群 (前年発生群) で 5% の危険率で有意差が認められた (Table 5-5)。このように, 土佐湾におけるシナアカエビでは, 産まれてから翌年の春までは雌雄の体サイズに差はないが, それ以降は雌の方が大きくなった。

4. ミマセアカエビ *Metapenaeopsis aegyptia*

1995 調査年度におけるミマセアカエビの雌雄別の CL 組成および雌の CL 階級別 GSI 組成の季節変化を Fig 5-6 に示した。

採集された標本の最小体サイズは 10~2 月において雌雄ともほぼ CL 3~5 mm であったが, 3 月には雌雄とも CL 5~6 mm となったことから, ミマセアカエビの加入は 10~2 月に起こっていたと考えられた。4~9 月ではモードと分布の右への移動によって明瞭な成長が認められ, 最大で雌 CL 18.2 mm および雄 CL 16.1 mm にまで成長し, 12 月までにほぼ消滅した。第 4 章で明らかにしたように土佐湾におけるミマセアカエビの産卵期は初夏から秋であるので, このような CL 組成の季節変化から, 土佐湾におけるミマセアカエビの生活史はほぼ 1 年であると考えられた。

10 月には, CL 7~10mm の当年発生群にも成熟の指標となる GSI 2 以上を示す個体が出現した。そのうち, CL 8.45 mm GSI 9.22 の個体は核の縮小が起りつつある Stage V の卵母細胞を有しており (Fig. 5-7), 当年発生群にも成熟に至るものが存在することが確認された。以上から, 土佐湾におけるミマセアカエビでは, 前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが, 秋には当年発生群の一部も産卵を行うと考えられた。

12 月から 3 月において最小個体が大型化していたことから, 冬季の成長がうかがわれた。これを確認するために, 1995 年級群の CL 組成について 12 月と 2 月および 2 月と 3 月をコルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて比較した。その結果, 雌ではそれぞれ危険率 1% で, 雄では 12 月と 2 月において危険率 1% で有意差が認めら

Table 5-5. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay from April 1996 to March 1997

Generation	Date	Number		<i>D</i>	
		female	male		
1995 year class	Apr.96	185	153	0.271	**
	May.96	180	186	0.418	**
	Jun.96	170	209	0.539	**
	Jul.96	178	180	0.815	**
	Aug.96	101	101	0.960	**
	Sep.96	35	47	0.915	**
	Oct.96	8	12	1.000	**
	Sep.96	38	31	0.276	
1996 year class	Oct.96	144	140	0.314	**
	Nov.96	150	149	0.113	
	Dec.96	164	168	0.129	
	Jan.97	201	196	0.047	
	Feb.97	139	140	0.072	
	Mar.97	171	173	0.171	*

D , maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

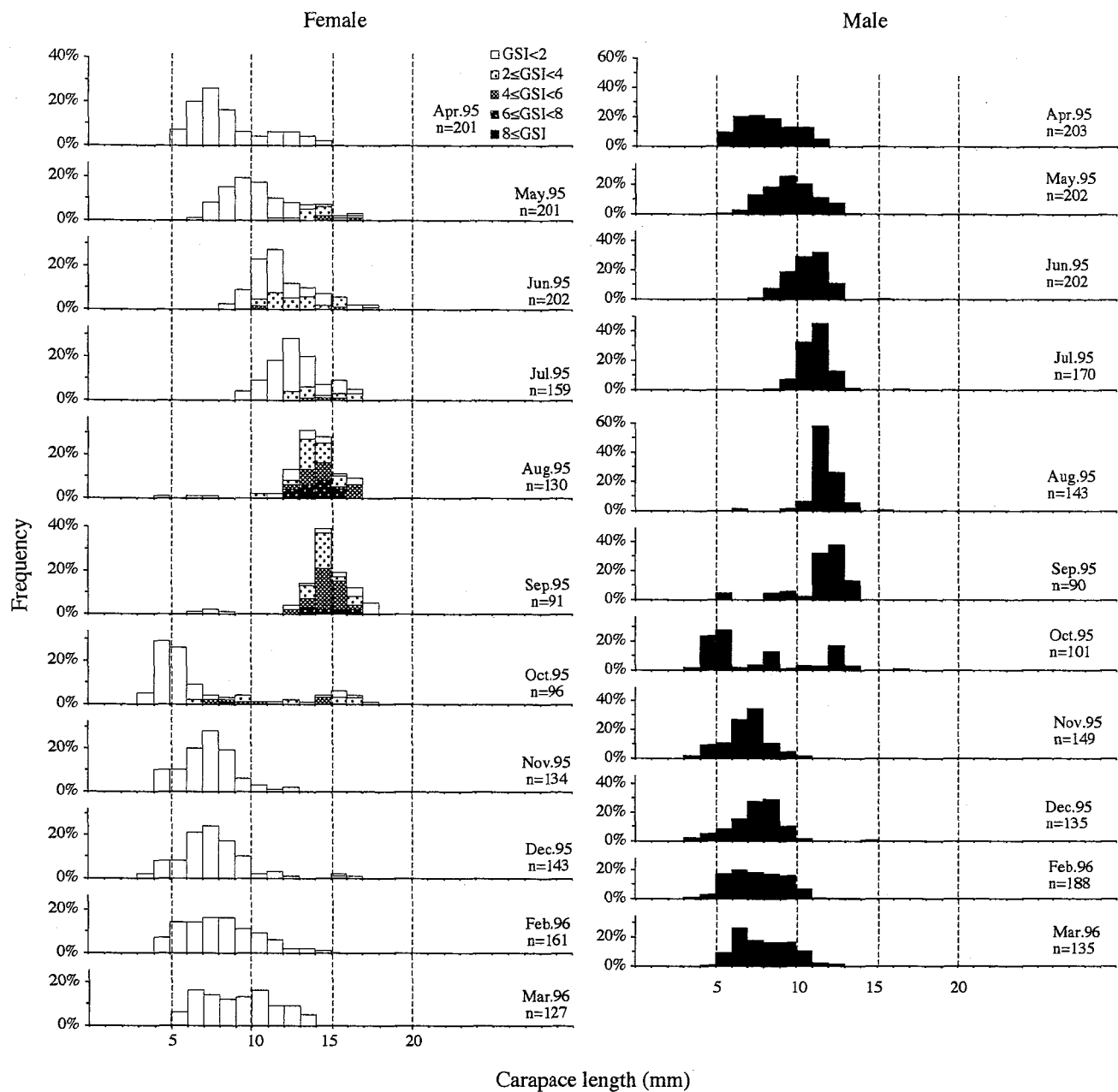


Fig. 5-6. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996 with indication of female GSI classes in each CL class.

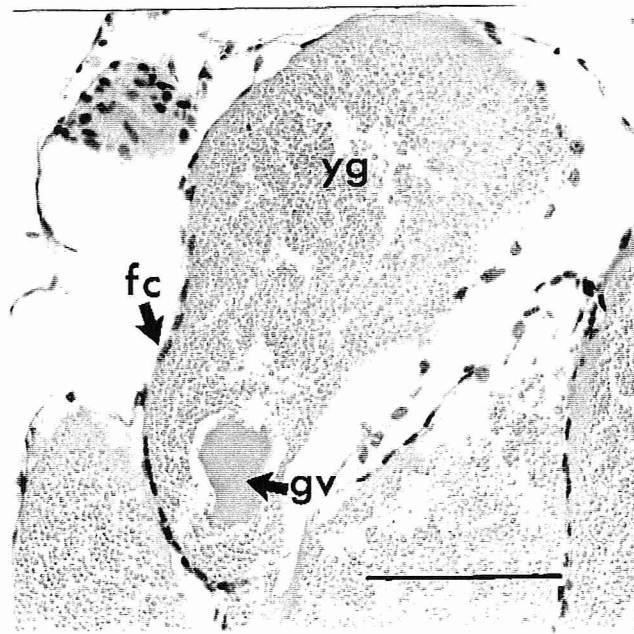


Fig. 5-7. Stage V oocyte with shrinking its germinal vesicle in the ovary of a female specimen (CL 8.45mm, GSI 9.22) of *Metapenaeopsis aegyptia*, which was collected in October 1995 and estimated to be born in 1995; fc, follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bar, 100 μ m.

れた(Table 5-6). したがって, 土佐湾におけるミマセアカエビは, アカエビやシナアカエビと同様に冬季でも成長していたと判断された.

採集されたミマセアカエビ標本の体サイズは雌 CL 3.5~18.2 mm および雄 CL 3.1~16.1 mm であり, CL と BL の関係は雌で $BL=4.06CL+2.72$ ($r=0.99$, $n=809$), 雄で $BL=4.67CL-0.79$ ($r=0.99$, $n=760$)であった. 毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった. そこで, コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて雌雄の CL 組成の違いを年級群別に検定した. その結果, 1995 年 5, 6, 7, 8, 9, 10 月の 1994 年級群および 1996 年 3 月の 1995 年級群 (前年発生群) において 1%の危険率で有意差が, 1995 年 4 月の 1994 年級群 (前年発生群) で 5%の危険率で有意差が認められた(Table 5-7). このように, 土佐湾におけるミマセアカエビでは, 産まれてから翌年の春までは雌雄の体サイズに差は認められないが, それ以降は雌の方が大きくなった.

考察

1. 本研究における標本の代表性

東海 (1993) によると, 市場に出荷される水揚げ物の体長組成は漁具の網目によるサイズ選択 (網目選択) と漁業者によるサイズ選択 (人為的選択) を経ている. 使用される漁具の目合が漁期中に変化すると, それに応じて体長組成も変化する. また, 漁業者は体サイズの大きな個体から順に選択することから, 漁獲物の個体数が多くその体サイズ範囲が広い場合には, 小型個体が選別されずに洋上で投棄される場合がある. 市場で採集した標本の体長組成の季節変化から生活史を解析する場合, エビ類のような体サイズの小さな生物ではこのような選択率の影響は非常に大きいと考えられる.

瀬戸内海のキシエビの生活史を論じた八柳・前川 (1957a) では, 小型底びき網漁船の漁獲物および稚魚網による採集物から標本を採集している. それぞれの採集方法で体長組成も異なり, 底びき網漁獲物から得られた標本の方が大きい. この理由として, それぞれの漁具の網目選択性の違いが考えられるが, 彼らは発生群の違いであると判断した. また, 底びき網漁獲物による標本の体長範囲は, 4 月では 22~56 mm, 7 月では 46~64 mm であったが, 7 月の稚魚網によって 32~56 mm の標本が採集されていた. 底びき網漁獲物による標本に対する選択性が 4 月と 7 月で変化しないのであ

Table 5-6. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of 1995 year class of December 1995 and February 1996 and between those of February and March 1996 in *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay

	Number			<i>D</i>	
	Dec.95	Feb.96	Mar.96	Dec.95 - Feb.96	Feb. 96 - Mar. 96
female	138	161	127	0.411 **	0.195 **
male	134	188	135	0.680 **	0.116

D , maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

Table 5-7. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Generation	Date	Number		<i>D</i>	
		female	male		
1994 year class	Apr.95	201	203	0.150	*
	May.95	201	202	0.209	**
	Jun.95	202	202	0.272	**
	Jul.95	159	170	0.551	**
	Aug.95	130	143	0.752	**
	Sep.95	87	86	0.826	**
	Oct.95	19	27	0.700	**
1995 year class	Oct.95	77	74	0.100	
	Nov.95	134	149	0.138	
	Dec.95	138	134	0.092	
	Feb.96	161	188	0.125	
	Mar.96	127	135	0.245	**

D , maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

れば、7月の底びき網漁獲物でも稚魚網で採集された体長 46 mm 以下の個体が採集されるはずであるが、そうではなかった。したがって、7月において底びき網漁獲物による標本に対する選択性が変化し、漁業者による人為的选择性、または漁具の網目選択性が4月のものとは異なった可能性が考えられた。そのような調査から得られた体長組成の季節推移は、個体群の動態を正確に反映しているとは言い難い。

瀬戸内海のアカエビの生活史を論じた阪地他（1992）では、用いた漁具の目合が大きく（30 mm および 35 mm）、調査期間中に目合が変更されたことから、Tokai *et al.*, (1990)の網目選択性マスターカーブを用いてそれぞれの目合の網目選択性を求め、それを用いて標本の CL 組成を補正した。この場合でも採集個体数が 0 である CL 階級の頻度を補正することは不可能であり、最小の CL 階級は 8-9mm であった。したがって、この研究でも小型個体の採集が不十分であり、成長の把握は十分ではない。

これらに対し、本研究では目合 5 mm のモジ網の使用によって CL 3~4 mm の小型個体から採集しているため、これまでの研究に比べ網目選択の影響は比較的小さいと考えられる。また、入網したものをすべて採集したので、人為的选择は存在しない。さらに、第2章で示したように、それぞれの種の分布水深から標本を採集しており、調査水域以外の水深にさらに大型または小型の個体が棲息することもないと考えられた。これらのことから、本研究における CL 組成の季節変化は、土佐湾におけるそれぞれの種の成長をかなり正確に反映していることが期待される。

2. キシエビ

第4章で、土佐湾におけるキシエビでは周年にわたって産卵を行う個体が出現することを示した。しかし、ここで明らかにした CL 組成の季節変化によると、ほとんどの新規発生個体は 7~12 月に加入したことから、個体群の維持に有効な産卵期はもっと限定されていると考えられた。飼育下（水温 24~26℃、塩分 32.2‰）におけるキシエビの発生の観察によると、産卵から CL 1.21 mm のポストラーバまで 15 日間程度で成長することから(Choi and Hong, 2001)、7月に加入した CL 4~10mm の小型群は 4~6 月の大型群の産卵に由来すると考えられた。

CL 組成の季節変化における大型群の消滅と小型群の出現により、7~8 月に世代交代があったことは明らかである。また、8~9 月の雌および 7~9 月の雄の CL 組成が双峰性を示すが、10 月には小型化して単峰性となった。さらに、10~12 月では引き

続き起こる加入と成熟体サイズの小型化が認められた。これらから、9～12月の間にはキシエビは生まれてから数ヶ月以内に産卵を行い、その産卵に由来する個体が次々に加入することにより、複数回の世代交代が行われていたと推察された。

以上から、土佐湾におけるキシエビの年間の生活史は次のようにまとめられた(Fig. 5-8A)。夏から秋の高水温時には短命の小型群が再生産と加入を繰り返す。この間には体サイズに雌雄差はない(最大体サイズ CL 12 mm, 雌の成熟体サイズ CL 5～8 mm)。冬の水温低下時に産卵が低調となることをきっかけに体サイズが大きくなるものが現れ、それらは大型群となり、春の水温の上昇とともに再び産卵が活発になる。大型群では雄より雌の方が大きくなり(最大体サイズ雌 CL 17 mm および雄 CL 15 mm, 雌の成熟体サイズ CL 10 mm)、半年ほど存在した後、夏に新たな小型群と交代する。このように、土佐湾のキシエビでは1年に複数の世代が交代し、世代間で体サイズと寿命に季節変異がみられた。すなわち、夏から秋の高水温期には短命の小型世代が何度か交代し、冬から春の低水温期には半年ほど生存する大型世代となる。第4章に示した1年に近いような長期にわたる産卵期は、これら複数の世代の産卵期がつながることにより形成されたと考えられた。

我が国周辺のキシエビにおいて、いくつかの海域で世代解析が行われている。本研究との比較のため、体サイズを BL で表している報告においては BL-CL 関係を用いて換算した CL も示した。

仙台湾では、9-10月に出現し最大で2年生存する早期発生群と、10月に出現し7カ月程度で消滅する晚期発生群がある(小坂, 1977)。これによると、早期発生群は最大で雌 BL 76 (CL 18.9) mm に達する。また、晚期発生群は最大でも雌 BL 29 (CL 6.8) mm および雄 BL 26 (CL 5.9) mm 程度であり、冬季の低水温に耐えられずに産卵を行えないまま死亡してしまう。瀬戸内海周防灘では、8月から翌年の7月まで存在する早期発生群と、9月から翌年の8月まで存在する晚期発生群があり、両群とも雌 BL 63 (CL 15.5) mm および雄 BL 58 (CL 13.1) mm に達する(八柳・前川, 1957a; 前川, 1961)。有明海では寿命は1年で、雌で CL 14 mm に達する(池末, 1963)。これらの海域では一部に1年に満たない寿命を持つ世代も観察されているものの、再生産に関与する世代は年間1世代である。

これらに対し、壱岐における体長組成の季節変化は土佐湾の結果とよく似ている(松宮・岡, 1977)。すなわち、5-8月には最大で BL 80 (CL 19.9) mm に達する大型群が、

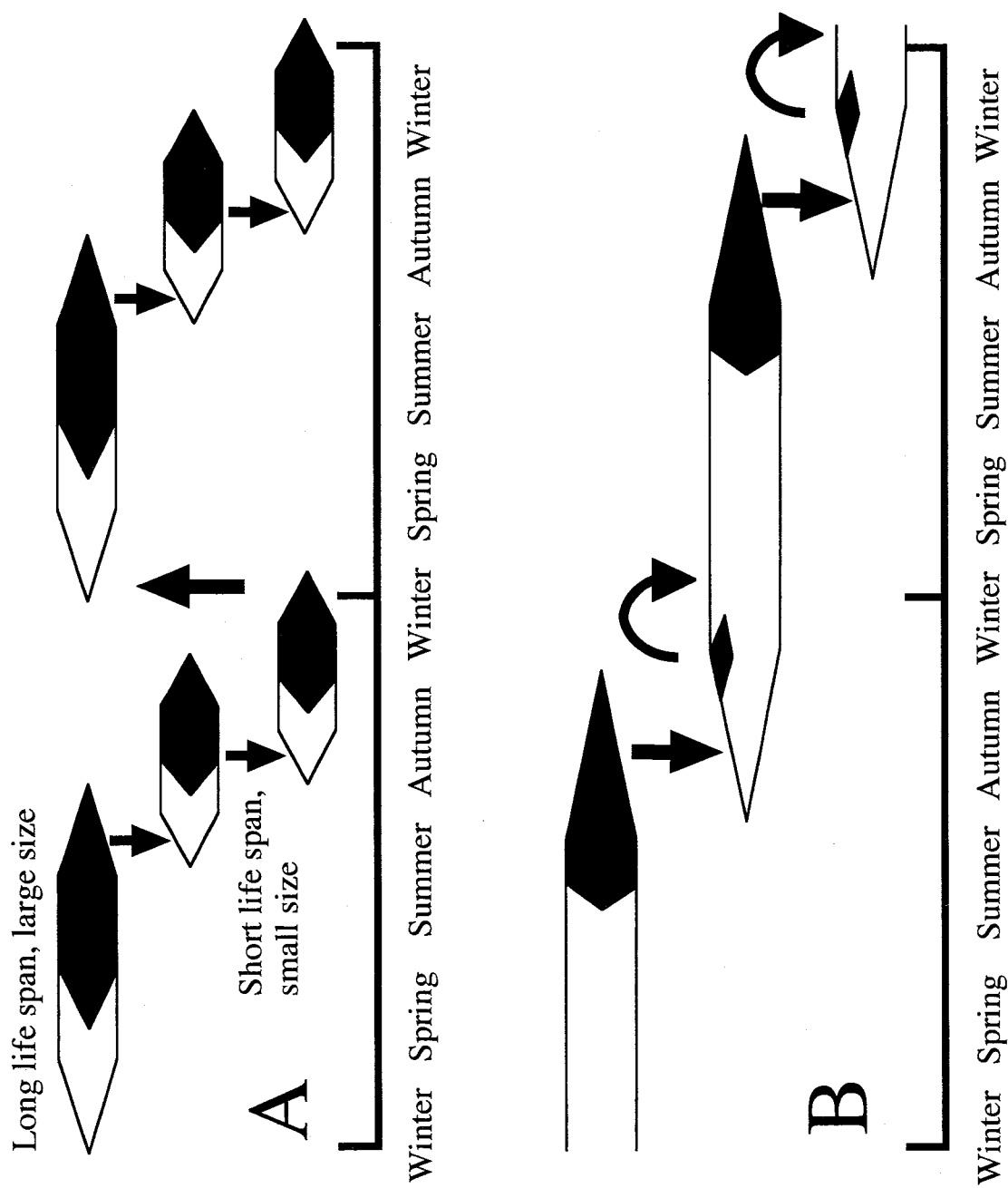


Fig. 5-8. Schematic representation of the life history of *Metapenaeopsis* species in Tosa Bay; A, *M. dalei*, which has no stridulating organ on the carapace; B, *M. barbata*, *M. sinica* and *M. aegyptia*, which have the stridulating organ on the carapace. Each black portion denotes the spawning season.

7-3 月では最大で BL 60 (CL 14.7) mm までの小型群が存在し、7~8 月に大型群と小型群が交代した。また、小型群の CL 組成が 10 月に再び小型化したことから、小型群内部でも世代の交代があったことが示唆された。

このように、キシエビの年間世代数は地理的変異を示し、仙台湾、瀬戸内海、有明海で 1 世代であるのに対し、壱岐や土佐湾では複数の世代が交代する。

ここで比較した海域間では、水温環境が大きく異なる(Fig. 2-6)。仙台湾は我が国におけるクルマエビ科の生息域としては最も寒冷的な環境である。瀬戸内海と有明海は水深が浅く半閉鎖的な環境であり、夏季には高水温となるものの冬季には気温の影響で水温は 10℃前後に低下する。壱岐では対馬暖流の影響のため冬季ではこれらの水域より温暖で、年間最低水温は 13℃程度である。黒潮の影響を強く受ける土佐湾では年間の最低水温が 15℃を下回することは希で、これらの水域の中で冬季の水温が最も高い。したがって、キシエビの年間世代数の地理的変異は水温環境の変異に対応しており、温暖な水域で年間世代数が増加すると考えられた。

周防灘や仙台湾ではキシエビが成熟できるのは夏の短い期間であるため(八柳・前川, 1957a; 小坂, 1977), その産卵に由来する個体のほとんどは発生当年には成熟できず、翌年の産卵期まで成長を続ける。すなわち、小型世代は出現しない。これに対し、土佐湾ではほぼ周年にわたって成熟可能な水温環境にあり、高水温期には発生からごく短い時間で成熟する小型世代となる。高水温が続けば小型世代の再生産個体は急速に成熟し、繁殖が繰り返される。低水温期には産卵が低調となるとともに体サイズが大型化して大型世代となる。春から初夏の大型世代の産卵に由来するものは夏の高水温下で再び小型世代となる。このように、キシエビでは高水温下で成熟体サイズが小型化することおよび産卵期が長期化することによって、年間世代数が増加すると考えられた。

3. アカエビ・シナアカエビ・ミマセアカエビ

土佐湾におけるアカエビ・シナアカエビ・ミマセアカエビの年間の生活史は、次のようにまとめられた(Fig. 5-8B)。初夏から秋にかけて前年発生群が産卵を行い、当年発生群として秋から初冬に加入する。当年発生群の一部は秋に産卵に加わる。冬季の低水温期にも成長が認められ、発生翌年の春以降には雄より雌の方が大きくなる。秋までには最大で、アカエビで雌 CL 26 mm および雄 CL 21 mm, シナアカエビで雌 CL 22

mm および雄 CL 19 mm, ミマセアカエビで雌 CL 18 mm および雄 CL 16 mm 程度になり, 発生からほぼ 1 年でその生活史を終える. このように, これら 3 種ではそれぞれ体サイズが異なるものの, 同じ生活史を示した. また, 秋における当年発生群の成熟体サイズは初夏における前年発生群の成熟体サイズはより小さく, 高水温環境における成熟体サイズの小型化が見られた. 同様の生活史が紀伊水道德島県側のスベスベエビでも報告されている (上田, 1990).

土佐湾におけるアカエビの産卵期は初夏から秋であり, 発生翌年まで生存することが知られていたが (通山, 1981), 当年発生群の成熟は確認されていなかった.

瀬戸内海における, アカエビの生活史は次のように報告されている. 笠岡湾における研究では (安田, 1956), アカエビには産まれた年の翌年に再生産を行いほぼ 1 年間生存する長期世代と, 産卵期の前半に産まれ当歳で再生産を行い 3~4 ヶ月で消滅する短期世代がある. また, 最大体サイズは雌 CL 21 mm 台および雄 19 mm 台であり, 10~5 月の長期にわたって成長が停滞することが観察されている. 一方, 安芸灘における研究では (阪地他, 1992), 短期世代の存在は確認されず, CL 組成に認められた 2 つの群は年級群であり, 産卵期の前半に 2 歳が, 後半に 1 歳が産卵を行う. また, 産卵期初期の 7 月における最大体サイズは, 1 歳で雌 CL 20 mm および雄 CL 18 mm 程度, 2 歳で雌 CL 25 mm および雄 CL 20 mm 程度で, 笠岡湾と同様に冬季から春期までの半年間近くの成長停滞期が観察されている. このように, 安芸灘では短期世代が存在せず, 最大体サイズが大きく, 寿命が 2 年であることが笠岡湾とは異なっている.

安田 (1956) では, 笠岡湾という比較的狭い水域から採集された標本を主に用いており, 笠岡湾外の沖合に大型の 2 歳群が生息していた可能性は否定できない. また, 当年発生と思われる個体の成熟状況から短期世代の存在を認めたが, これらが産卵後に死亡したかどうかは明らかではなく, 短期世代の存在は明らかとは言えない. 一方, 阪地他 (1992) では生殖腺の組織学的検討が行われていないが, 10 月下旬に初めて現れた当年発生群の中に CL 15 mm 前後で GSI 1~2 の個体があり, これらが産卵を行う可能性は否定できない. つまり, 笠岡湾では 2 歳群の存在を, 安芸灘では当年発生群の成熟を, それぞれ見落としていた可能性が考えられる. 以上から, 瀬戸内海におけるアカエビの生活史は次のように推察される. 寿命は最大で 2 年で, 最大体サイズは雌 CL 25 mm および雄 CL 20 mm に達する. 当歳群の一部と 1 歳群が産卵を行い, 2

歳まで生き残ったものも産卵を行う。産卵期は夏から秋であり、2 歳、1 歳、当歳の順に産卵に加わる。冬から春の低水温期には成長が停滞する。

アカエビの生活史を土佐湾と瀬戸内海で比較すると、成熟体サイズと最大体サイズはほぼ同じであるが、瀬戸内海では冬から春に成長が停滞するために成長が遅く、寿命が長い。土佐湾と瀬戸内海における底層水温の季節変化を比較すると、土佐湾では一年を通して 15℃以上であるのに対し、瀬戸内海では年間最低水温は 10℃近くまで下がり、1~5 月の 5 ヶ月もの間 15℃以下の状態が続く (Fig. 2-6)。瀬戸内海におけるアカエビの成長停滞期はこの 15℃以下の期間にほぼ一致する (阪地ほか, 1992)。一方、夏から秋にかけての水温は両水域で大きな違いはないことに対応して、両水域の当年発生群の成長はほぼ同じであり、どちらもその一部に成熟が認められた。これらから、冬から春における水温環境の違いが土佐湾と瀬戸内海におけるアカエビの成長と寿命の差となっていると考えられた。

台湾西岸で行われたアカエビの生活史に関する 2 つの研究では、最大体サイズは本研究とほぼ同じであるが、寿命はそれぞれ 1 年半および 2 年としており (Wu, 1984; Tren and Yeh, 1995), 土佐湾より寿命が長く、成長が遅い。どちらも水温データは示されていないが、衛星による表面水温データによると調査水域周辺の年間最低水温は 15~17℃であり、土佐湾と同じかやや高い程度である。このように、台湾西岸からは、本研究から予想されるアカエビの生活史とは異なる結果が報告されている。これらの研究では、操業中の小型底びき網漁船の漁獲物、または目合 18 mm の漁具による採集物を、それぞれ標本としている。このため、標本の体サイズは前者では BL 50 mm (CL 11.4 mm) 以上、後者では CL 10 mm 以上であり、どちらも小型個体の採集が十分ではなく、網目選択性が体サイズ組成に影響していると考えられる。また、漁船の漁獲物を標本に用いた場合は、人為選択が体サイズ組成に影響している可能性がある。さらに、Tren and Yeh (1995) では年間の調査回数は 8 回であり、各月の CL 組成がなめらかにつながらないため、CL 組成の年級群への分解にやや無理があると考えられる。以上から、これらの研究はアカエビの生活史を正確に捉えたものではない可能性がある。Tren and Yeh (1995) においては、土佐湾でも見られた同一年級群内の複数の発生群を異なる年級群と扱ったことが、寿命を 2 年とする結果を導いたのかもしれない。

シナアカエビとミマセアカエビは比較的新しく記載された種であり (Liu and Zhong, 1988; Galil and Golani, 1990), どちらも生活史については本研究で初めて記載した。こ

のため、他水域との比較ができず、水温の変化が生活史に及ぼす影響は明らかではない。

4. 水温変化に伴うアカエビ属の生活史の変化

土佐湾におけるアカエビ属 4 種の生活史は二つのパターンに類別することができた。一つはキシエビで見られたもので、一年間に複数の世代が交代し、それぞれの世代の産卵が連続することによって1年に近いような長い産卵期を形成している(Fig. 5-8 A)。もう一つはアカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビで見られたもので、年間世代数は1であり、前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが、産卵期終期には当年発生群の一部も産卵に加わる(Fig. 5-8 B)。

キシエビの生活史は水温によって変化し、年間最低水温が 10℃前後にまで低下する瀬戸内海などでは産卵期の短縮によって小型世代が形成されず、年間1世代である B の生活史となる(八柳・前川, 1957a; 前川, 1961; 池松, 1963; 小坂, 1977)。水温による生活史の変化はアカエビでも見られ、瀬戸内海では冬季における成長の停滞により最大体サイズへの到達時間が遅れ、寿命が2年となる(阪地ほか, 1992)。したがって、土佐湾で見られた2つの生活史パターンは連続的であり、アカエビなどでも成熟可能な水温が続けば当年発生群がすべて成熟することによって小型世代が形成され、年間複数世代である A の生活史となる可能性がある。

高水温下で体サイズが小型化する現象は多くの甲殻類で認められており、その至近要因として代謝の活発化による摂餌効率の低下があげられている(橋詰, 1999)。一方、アカエビやキシエビでは、冬季の水温低下の著しい水域では低水温期に成長が停滞するため、成長停滞のない温暖な水域に比べ最大体サイズに達するまでに時間がかかる。このように、アカエビ属の生活史は、高水温下における成熟体サイズの小型化と低水温下における成長停滞の影響のバランスによって変化すると考えられる。

一方、生活史の違いは系統を反映している可能性もある。アカエビ属には、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビなど頭胸甲に発音器を持つものと、キシエビなどそれを持たないものがあり(Crosnier, 1987; 1991; 1994)、両者は遺伝学的にも明瞭に別れるのである(Tong, *et al.*, 2000)。本研究でも、体サイズの異なるアカエビ・シナアカエビ・ミマセアカエビの発音器を持つグループの生活史は同じで、発音器を持たないキシエビとは異なった。アカエビ属の生活史が水温変化に伴って連続的に変化すると

しても、変化を引き起こす水温が発音器を持つグループと発音器を持たないグループで系統的に異なる可能性がある。

土佐湾で B の生活史を示す種が熱帯域で A の生活史を示すのか、土佐湾における A の生活史が発音器無しグループに普遍的なのかは、明らかではない。今後、クルマエビ科の生活史の水温による変化を一般化するために、さらに多くの水域と種について生活史を解明し、比較を行う必要がある。

第 6 章 資源管理

第 2 章に述べたように，土佐湾の小型底びき網漁業では「小えび」が漁獲量，金額とも最も重要な銘柄である．したがって，その経営安定のためには，小型クルマエビ科エビ類の資源管理が重要であると考えられる．本研究では，これまでに土佐湾の大陸棚上に棲息する小型クルマエビ科エビ類について分布と生活史の解明を行った結果土佐湾の大陸棚上には多くの種が分布すること，分布量の多かった 4 種のうちキシエビは年間複数世代であるが，他の 3 種は年間 1 世代であることが明らかとなった．第 6 章では，このような生物学的知見と漁獲量データから土佐湾における小型クルマエビ科エビ類の資源状態を明らかにし，その資源管理に関する提言を行う．

材料と方法

解析に用いた資料は，土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の多くが所属する御豊瀬漁協における 1970～2000 年における月別の「小えび」漁獲重量と水揚げ金額および出漁隻数である．また，小型底びき網漁船の漁獲物特性を調べるため，1997 年 4～12 月に御豊瀬漁協において毎月 1 回採集した「小えび」漁獲物のうち，優占種であったアカエビについて頭胸甲長を測定し，個体数と重量から月別平均体重を求めた．上記の「小えび」漁獲量をこのアカエビの平均体重で除し，「小えび」の月別漁獲個体数とした．日ごとの出漁隻数の和（隻日数）を漁獲努力量とし，漁獲個体数を漁獲努力量で除して CPUE とした．「小えび」の月別平均単価は，標本購入を行った 1997 年の水揚げ量と金額から求めた．

結果

御豊瀬漁協における 1 年間の延べ出漁隻数（隻日数）は，1970 年の 7,713 隻日から 2000 年の 2,525 隻日まで一貫して減少し続けている (Fig. 6-1)．「小えび」漁獲量は，1970 年代の 80～150 トンから 1990 年代の 40～100 トンに減少しており，特に近年では 40 トン前後にまで落ち込んでいる (Fig. 6-2)．1 日 1 隻当たり漁獲量（漁獲量／隻日数）は 8～24 kg と大きな変動を示すが，その増減の傾向は明瞭ではない．

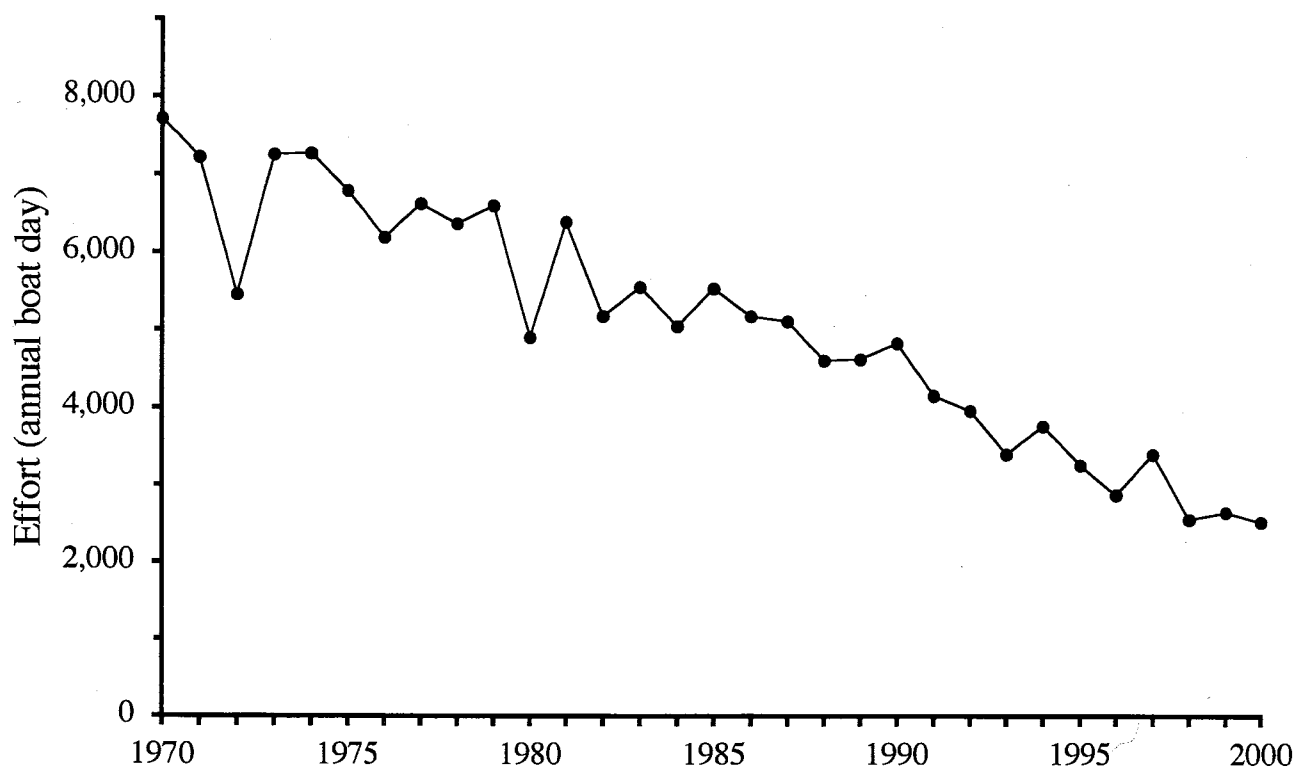


Fig. 6-1. Trend of fishing effort (annual total number of boat day) of beam trawlers (Mimase Fisheries Cooperative Association) operating at Tosa Bay.

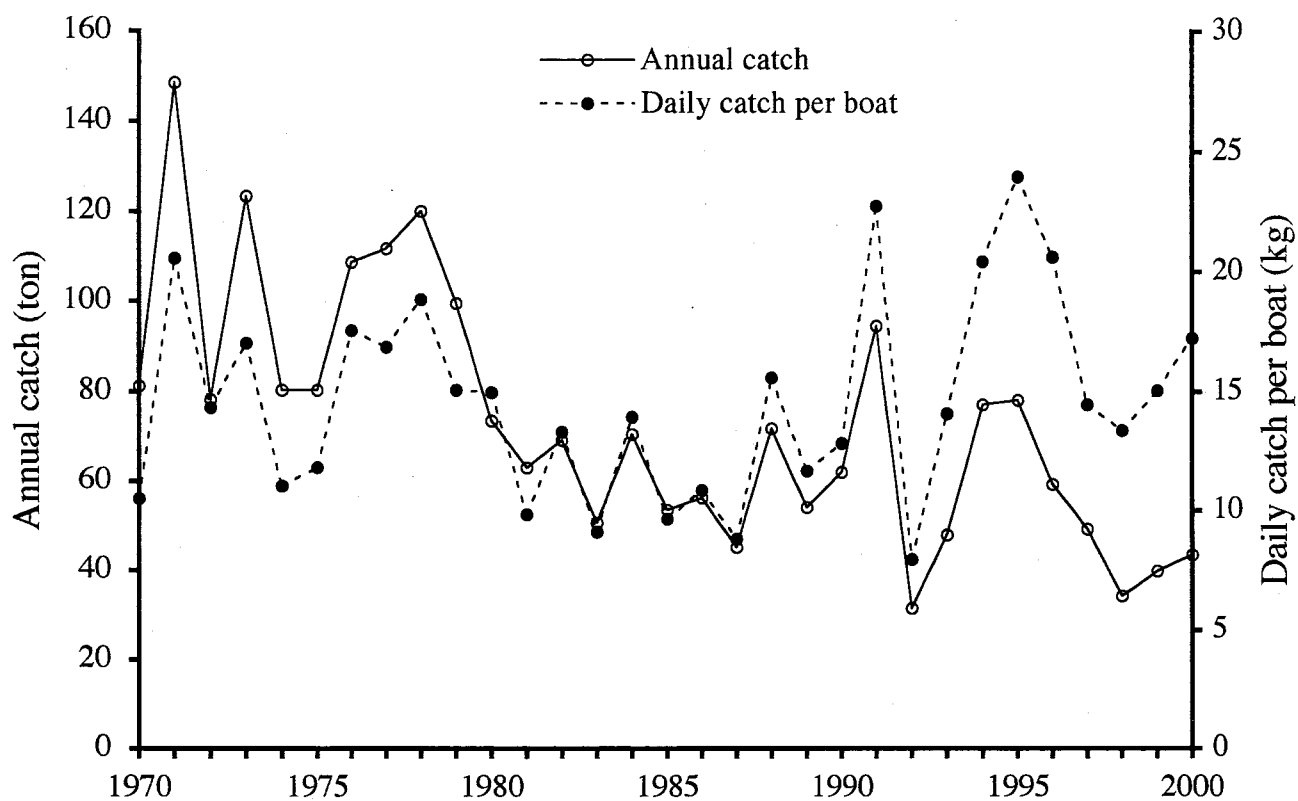


Fig. 6-2. Trends of annual catch (ton) and daily catch per boat (kg) of "Ko-ebi" shrimps by beam trawlers (Mimase Fisheries Cooperative Association) operating at Tosa Bay.

1970 年から 2000 年において、4～10 月における CPUE の対数の月変化を見たところ、多くの年で 5 月に最大値を示し、その後は 10 月まで減少する一方であった(Fig. 6-3)。これらの年では、5～9 月の間の減少割合はほぼ一定であったが、10 月に減少割合が比較的大きくなる年が多く見られた。

「小えび」の重要構成種であるアカエビについて、1997 年 4 月から 10 月において御豊瀬魚市場における漁獲物の CL 組成を観察したところ、漁期はじめての 4 月には雌 CL 11～20 mm および雄 CL 9～18 mm であったが、10 月には雌 CL 22～28 mm および雄 CL 18～25 mm と大きくなった(Fig. 6-4)。第 5 章で明らかにした土佐湾大陸棚上におけるクルマエビ科主要種の生活史によると、これらは前年発生群であり、10 月までに当年発生群の加入はなかったと判断された。また、CPUE の対数の月変化において、4～5 月における増加は前年発生群の加入の継続を、5～9 月における一定の割合の減少は加入の終了および漁獲と自然死亡による資源量の減少を、10 月における大きな減少は寿命が尽きることによる自然死亡係数の増大を、それぞれ意味していると考えられる。

拡張 De Lury 法（田中，1985）を用いて、5～9 月の間の自然死亡係数と 5 月初頭における初期資源量の推定を試みた。しかし、多くの年で重回帰式は有意であったものの、自然死亡係数や漁具能率が負の値となることがほとんどであった。一方、期間内の全減少係数が等しければ、同じ年級群において次の直線関係が存在する（田中，1985）。

$$\ln(C_i/X_i) = \ln q N_0 - Z(i+1/2) \quad (1)$$

C_i : i 番目の月における漁獲尾数

X_i : i 番目の月における努力量

q : 漁具能率

N_0 : 初期資源量

Z : 全減少係数

前述のように、6 月に CPUE のピークが見られた年を除く 25 年では、5～9 月の間には CPUE の対数はほぼ一定の割合で減少していた(Fig. 6-3)。そこで、(1)式を用い、5 月初頭において $i = 0$ として、これらの年の月別 CPUE の対数の $(i+1/2)$ への回帰直線の傾きから月当たりの全減少係数を推定した(Table 6-1)。いずれの年においても直線関係は明瞭であり、相関係数は高い有意水準を示した。また、推定された全減少係数

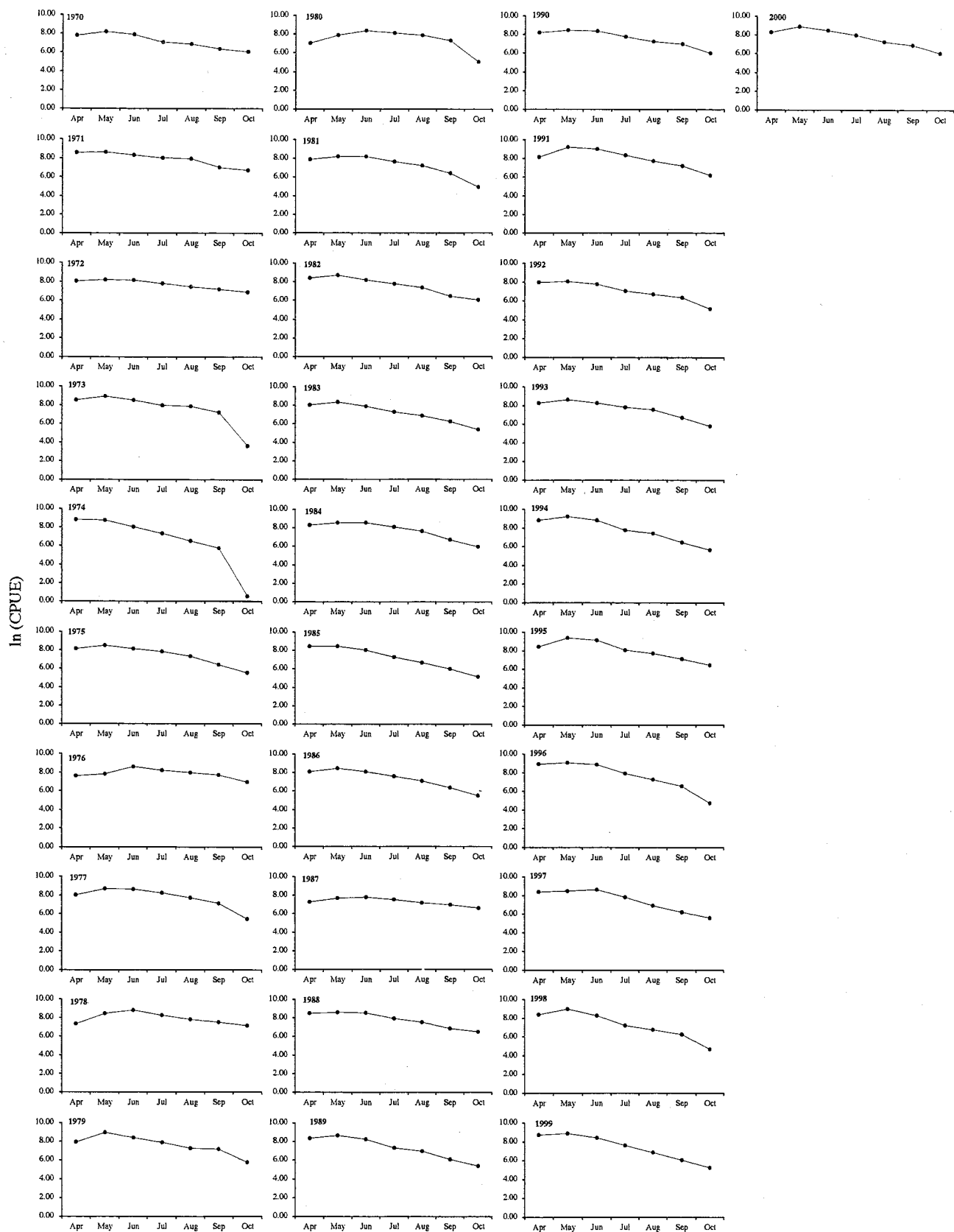


Fig. 6-3. Seasonal changes of CPUE for "Koebi" shrimps in Tosa Bay from 1970 to 2000.

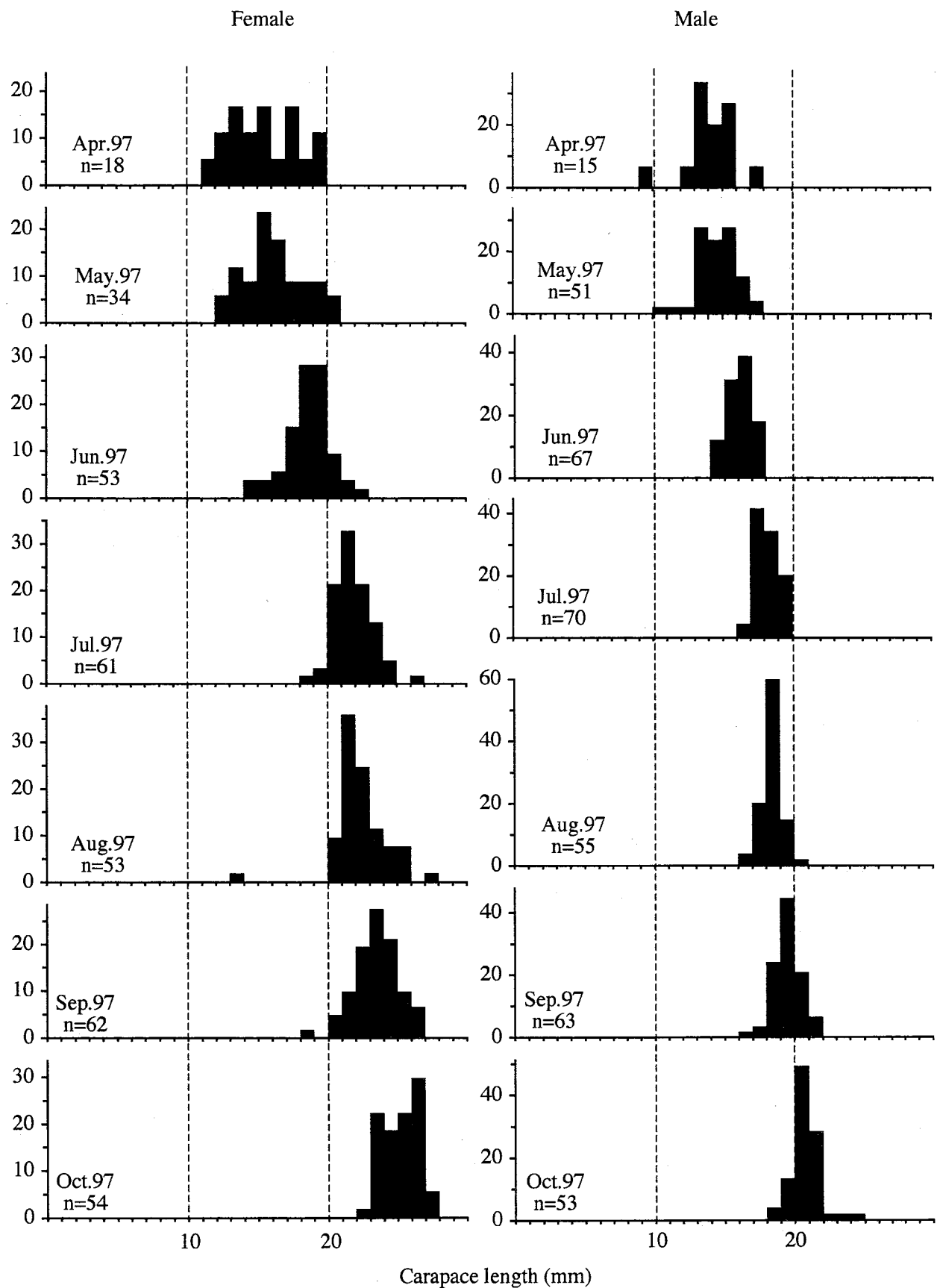


Fig. 6-4. Seasonal change of carapace length in *Metapenaeopsis barbata* collected at Mimase fish market in 1997.

Table 6-1. Monthly total mortality coefficient (Z) estimated from the regressions of logarithms of monthly CPUE (catch number per boat day) for "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay from May to September

Year	Z	Correration coefficient
1970	0.470	0.985 **
1971	0.374	0.951 *
1972	0.270	0.978 **
1973	0.407	0.985 **
1974	0.749	1.000 ***
1975	0.499	0.973 **
1977	0.400	0.966 **
1979	0.473	0.986 **
1981	0.451	0.961 **
1982	0.522	0.983 **
1983	0.526	0.998 ***
1985	0.627	0.997 ***
1986	0.528	0.993 ***
1988	0.453	0.974 **
1989	0.642	0.992 ***
1990	0.412	0.978 **
1991	0.524	0.990 **
1992	0.453	0.992 ***
1993	0.449	0.981 **
1994	0.698	0.988 **
1995	0.598	0.985 **
1996	0.672	0.985 **
1998	0.699	0.989 **
1999	0.725	0.995 ***
2000	0.524	0.996 ***

*, ** and *** denote that corelation coefficient is significant in 5%, 1% and 0.1% significacnt level, respectively.

の値は 0.270~0.749 と年による変動が大きかった。

(1)式を用いて 5 月初頭の資源量を推定した。これに先立ち、自然死亡係数と漁具能率の推定するために Widrig 法 (田中, 1985) を試みたが、全減少係数の漁獲努力量への回帰式が有意ではない場合がほとんどであった。そこで、月当たりの自然死亡係数を、アカエビの寿命がほぼ 1 年であることから田中 (1960) の方法 ($2.5 / \text{寿命}$) によって求めた 0.208, および 1970~2000 年に観察された最少の全減少係数と同じ値の 0.270 とした。また、 $Z=F+M$, $F=qX$ の関係から F と q を求めた (Table 6-2)。ここで、 X は 5~9 月の隻日数の平均値とした。この q と先の回帰分析によって推定した qN_0 から、2 つの自然死亡係数それぞれについて各年の 5 月初頭の資源量 N_0 を求めた。また、5 月初頭の資源量に対する 5~9 月の累積漁獲尾数の割合 (漁獲割合) を求めた (Figs. 6-5, 6-6)。5 月初頭の資源量は、1970 年代には 1,800 万~5,700 万尾 ($M=0.208$) または 2,300 万~7,500 万尾 ($M=0.270$) であったが、1980 年代以降では 700 万~2,600 万尾 ($M=0.208$) または 700 万~3,200 万尾 ($M=0.270$) と減少している。これに対応して、近年では漁獲割合が高くなっており、1998 年と 1999 年では 5~9 月の間に 5 月当初の資源量の 80% ($M=0.208$) または 70% ($M=0.270$) 近くを漁獲していた。

「小えび」の再生産関係を検討した。これまでに明らかにした小型クルマエビ科エビ類の産卵生態によると、アカエビなどでは前年発生群による初夏から秋にかけての産卵がほとんどであり、1 個体が同一産卵期中に複数回の産卵を行い、それに由来する当年発生群が秋に現れる。また、漁獲物の大部分が前年発生群である。1 個体の産卵回数と 1 回あたりの産卵量は不明なので、5~9 月における月初頭の資源重量の和を親の重量、その翌年の 5 月初頭における資源量を子の個体数とし、再生産関係を見た。自然死亡係数を 0.208 とした場合、全体では親が多いほど子も多いという結果となったが ($r=0.734$)、親の資源重量が 400 トンを下回った 1974 年以降では、再生産関係は有意ではなかった ($r=0.311$) (Fig. 6-7)。ここで用いたデータは、6 月に CPUE が最大となる年を除く 25 年のうちの隣接する年から得られた 18 データセットであった。また、自然死亡係数を 0.270 とした場合も、再生産関係は有意ではなかった (Fig. 6-8)。この場合 1972 年では $Z=M$ になってしまうため、前述の 18 データセットから 1972 年の子の資源量と親の資源重量に関連する 2 データセットを除く 16 データセットを用いた。近年では、親の資源重量と子の加入量とも過去の最低水準となっており、子の加入量より親の資源重量の減少が著しい。1974 年以降の再生産関係から、産卵量の増加を図

Table 6-2. Estimated fishing mortality coefficient (F) and catchability coefficient (q) in "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay

Year	$M=0.208$		$M=0.27$	
	F	q	F	q
1970	0.262	0.00026	0.200	0.00020
1971	0.165	0.00016	0.104	0.00010
1972	0.061	0.00008		
1973	0.199	0.00021	0.137	0.00015
1974	0.540	0.00058	0.479	0.00052
1975	0.291	0.00033	0.229	0.00026
1977	0.192	0.00022	0.130	0.00015
1979	0.265	0.00032	0.203	0.00024
1981	0.243	0.00032	0.181	0.00024
1982	0.314	0.00049	0.252	0.00039
1983	0.318	0.00044	0.256	0.00036
1985	0.419	0.00062	0.357	0.00053
1986	0.319	0.00050	0.258	0.00040
1988	0.244	0.00042	0.183	0.00031
1989	0.433	0.00075	0.372	0.00065
1990	0.204	0.00035	0.142	0.00024
1991	0.315	0.00059	0.254	0.00047
1992	0.245	0.00050	0.183	0.00038
1993	0.240	0.00053	0.179	0.00040
1994	0.490	0.00098	0.428	0.00085
1995	0.390	0.00091	0.328	0.00077
1996	0.463	0.00131	0.402	0.00114
1998	0.490	0.00159	0.429	0.00139
1999	0.516	0.00159	0.455	0.00140
2000	0.316	0.00097	0.254	0.00078

M denotes natural mortality coefficient.

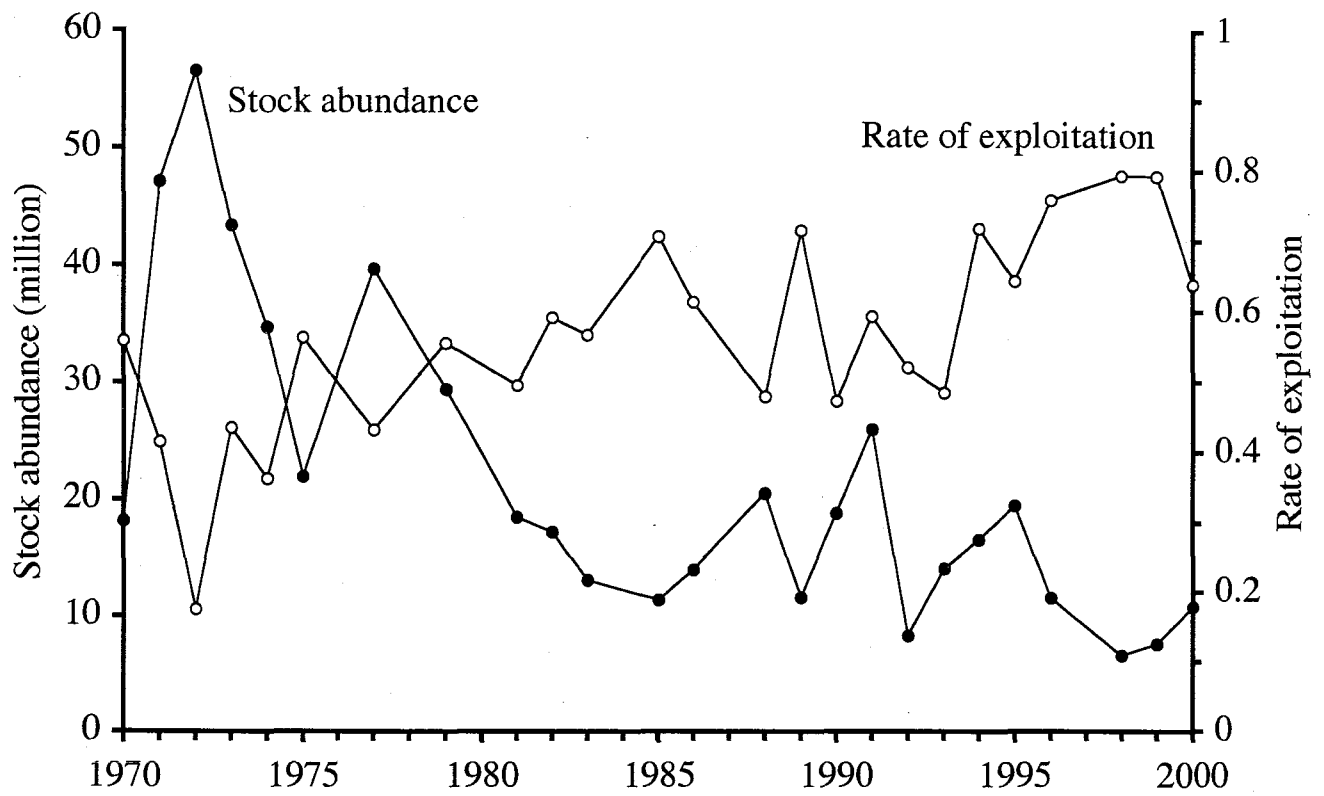


Fig. 6-5. Stock abundance at the beginning of May and exploitation rates of "Koebi" shrimps in Tosa Bay from 1970 to 2000 where natural mortality was set as 0.208.

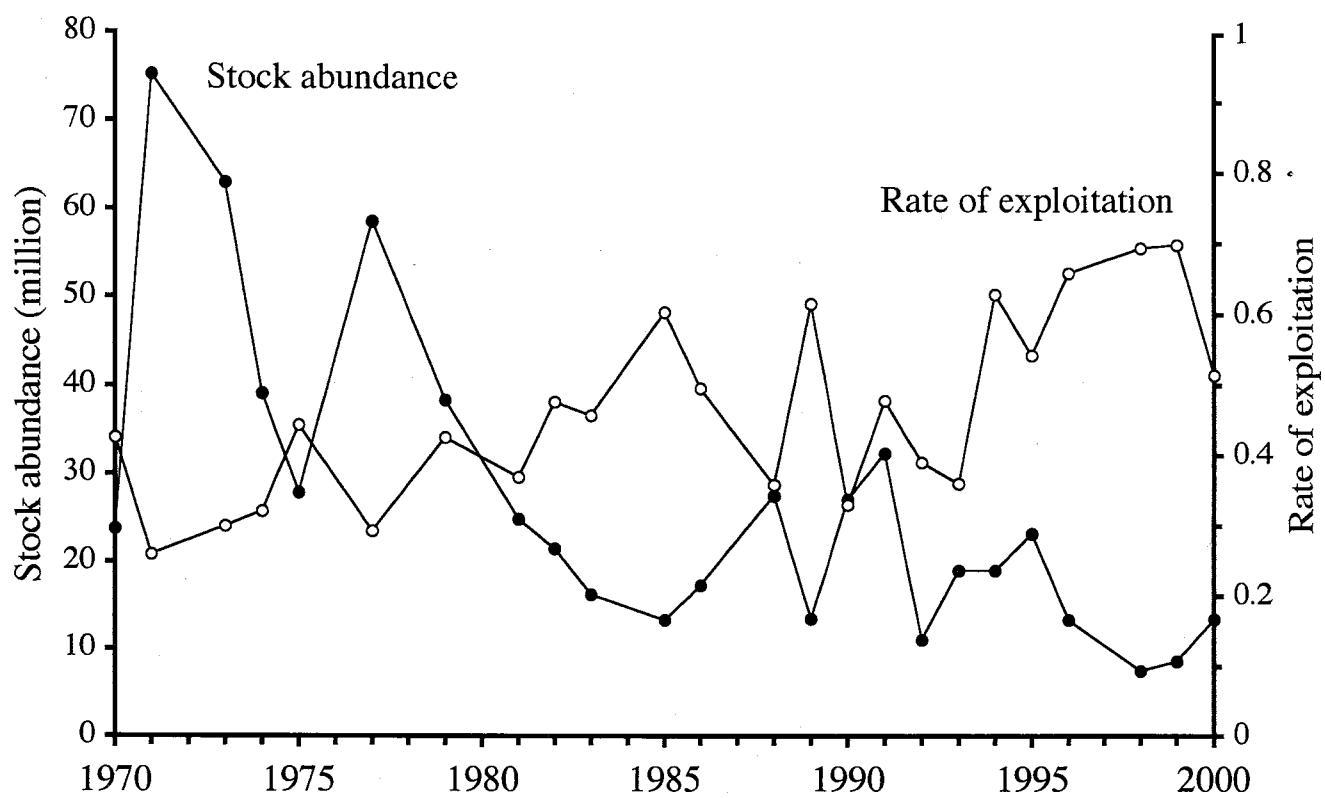


Fig. 6-6. Stock abundance at the beginning of May and exploitation rates of "Koebi" shrimps in Tosa Bay from 1970 to 2000, where natural mortality was set as 0.270.

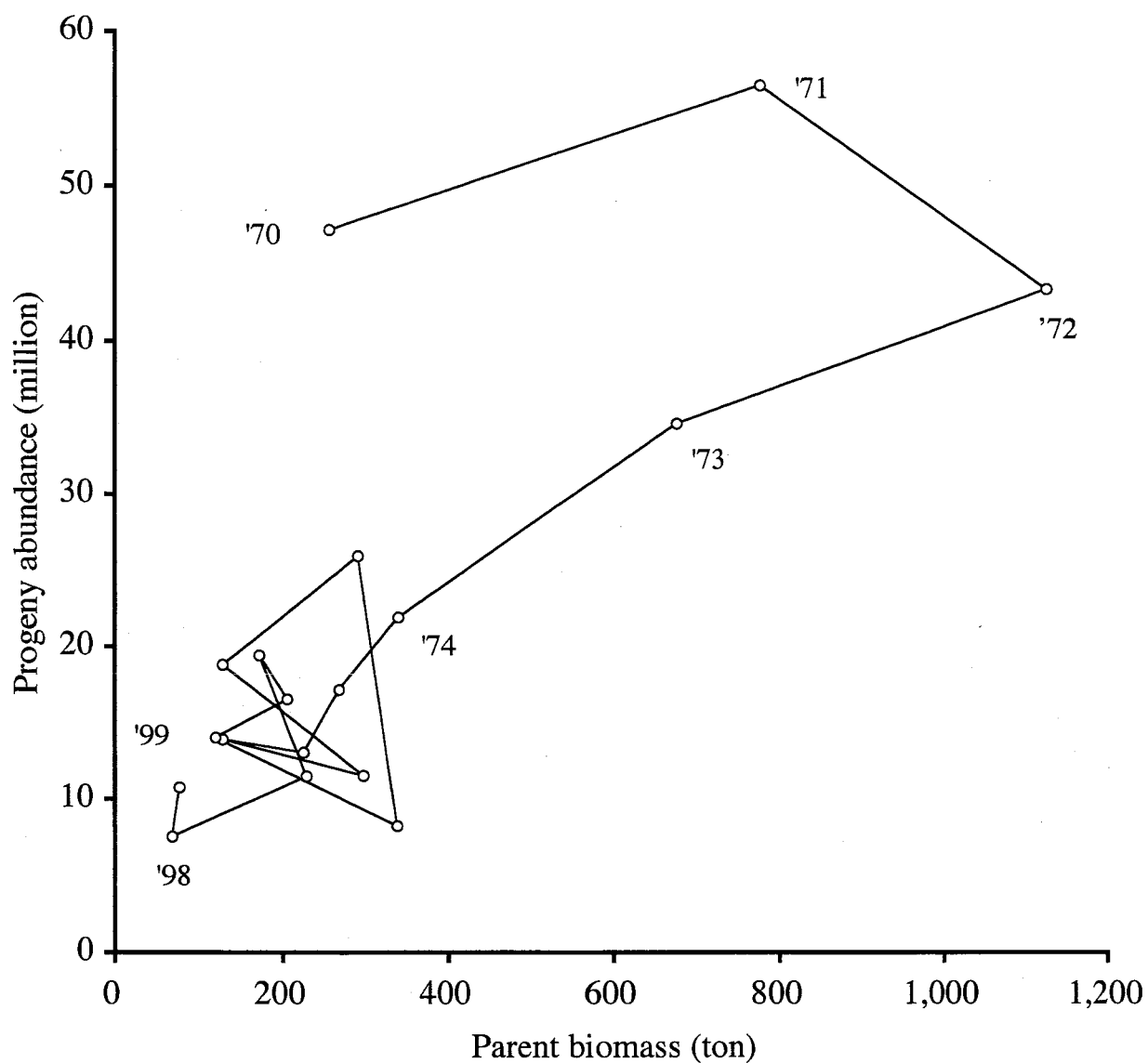


Fig. 6-7. Relationship between parent biomass and progeny abundance of "Koebi" shrimps in Tosa Bay, where natural mortality was set as 0.208. Parent biomass represents sum of monthly biomass from May to September; progeny abundance represents abundance in May in the following next year.

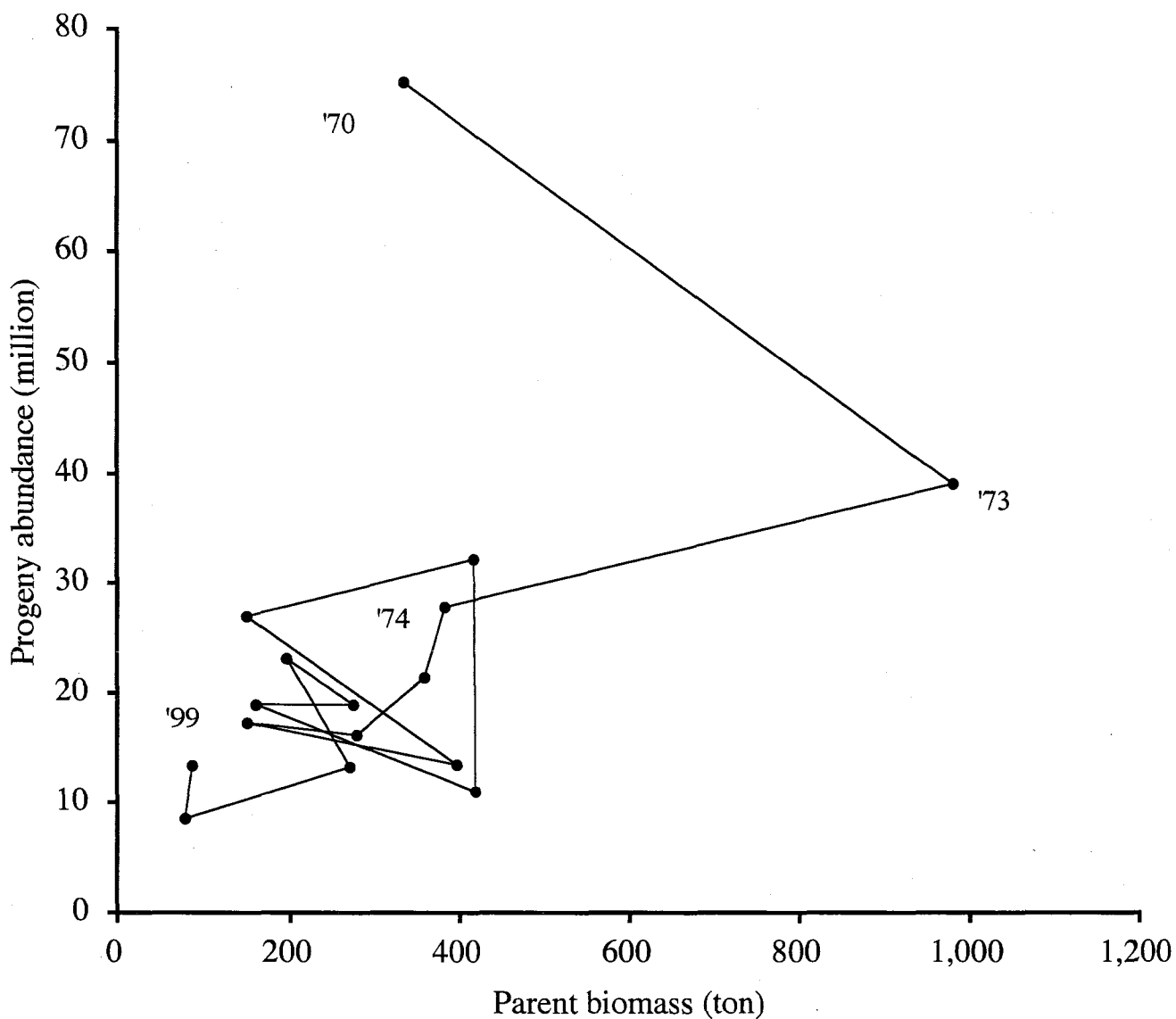


Fig. 6-8. Relationship between parent biomass and progeny abundance of "Koebi" shrimps in Tosa Bay, where natural mortality was set as 0.270. Parent biomass represents sum of monthly biomass from May to September; progeny abundance represents abundance in May in the following year.

るより加入した資源の有効利用を目指すことが資源管理方策として重要となるが、最低限の産卵量も確保しなければならない。ここでは、加入量当たり漁獲量(YPR)を最大としつつ、親の資源重量も増加させるような漁期の設定を試みた。

ここまでの解析では、多くの年で全減少係数がほぼ一定となる 5～9 月を対象としてきたが、土佐湾中央部における小型底びき網漁業の漁期は 4 月から始まっている。ほとんどの年において 4 月より 5 月の漁獲尾数が多く、4 月と 5 月の CPUE の対数の差から求めた全減少係数は負の値となった。この負の全減少係数は、加入から死亡を差し引いた増加を意味する。5 月に CPUE が最大となる 22 年において 4 月の全減少(増加)係数を求めたところ、0.06～-1.05 とその年変動は大きかったが、多くの年で 0～-0.4 の値を示した(Fig. 6-9)。

現行(4 月に漁獲を開始)の 9 月末までの漁獲量と水揚げ金額をそれぞれ 1 とし、漁獲開始月を 5 月及び 6 月とした場合の 9 月末までの漁獲量と水揚げ金額を試算した。5～9 月では、自然死亡係数として先に示した 0.208 と 0.270 を、全減少係数として 1990 年代の最大値、平均値、最小値である 0.725, 0.575, 0.412 を用いた。4 月では、全減少(増加)係数として 1970～2000 年に観察された範囲内で 0.1, 0, -0.2, -0.4, -1.0 の 5 つの値を用い、それぞれの場合の漁獲死亡係数を次式(田中, 1985)により 5～9 月と漁獲利用率(E)が同じとなる値とした。この場合、計算された漁獲尾数から求められた 4 月の全減少(増加)係数は、 E を求めるために用いたそれぞれの全減少(増加)係数に等しくなる。

$$E = e^{-M/2}(1 - e^{-F}) \quad (Z = 0)$$

$$E = (F / Z)(1 - e^{-Z}) \quad (Z \neq 0)$$

漁期開始月を 5 月とした場合の試算の結果を示す(Table 6-3)。5～9 月の自然死亡係数を 0.208 とした場合、5～9 月の全減少係数 0.412 かつ 4 月の全減少(増加)係数 -0.2 以上の場合を除いて、漁獲量は現行(4 月に漁期開始)と同じか増加し、最大で 1.10 倍となった。また、5～9 月の自然死亡係数を 0.270 とすると、5～9 月の全減少係数 0.725 の場合および 5～9 月の全減少係数 0.575 かつ 4 月の全減少(増加)係数が -0.2 以下の場合に漁獲量は現行と同じか増加したが、その他の条件では漁獲量は減少した。水揚げ金額は、5～9 月の自然死亡係数 0.208 かつ全減少係数 0.412 かつ 4 月の全減少(増加)係数が 0.1 の場合、および 5～9 月の自然死亡係数 0.270 かつ全減少係数 0.412 かつ 4 月の全減少(増加)係数が -0.4 以上の場合を除いて、現行と同じか増加し、最大

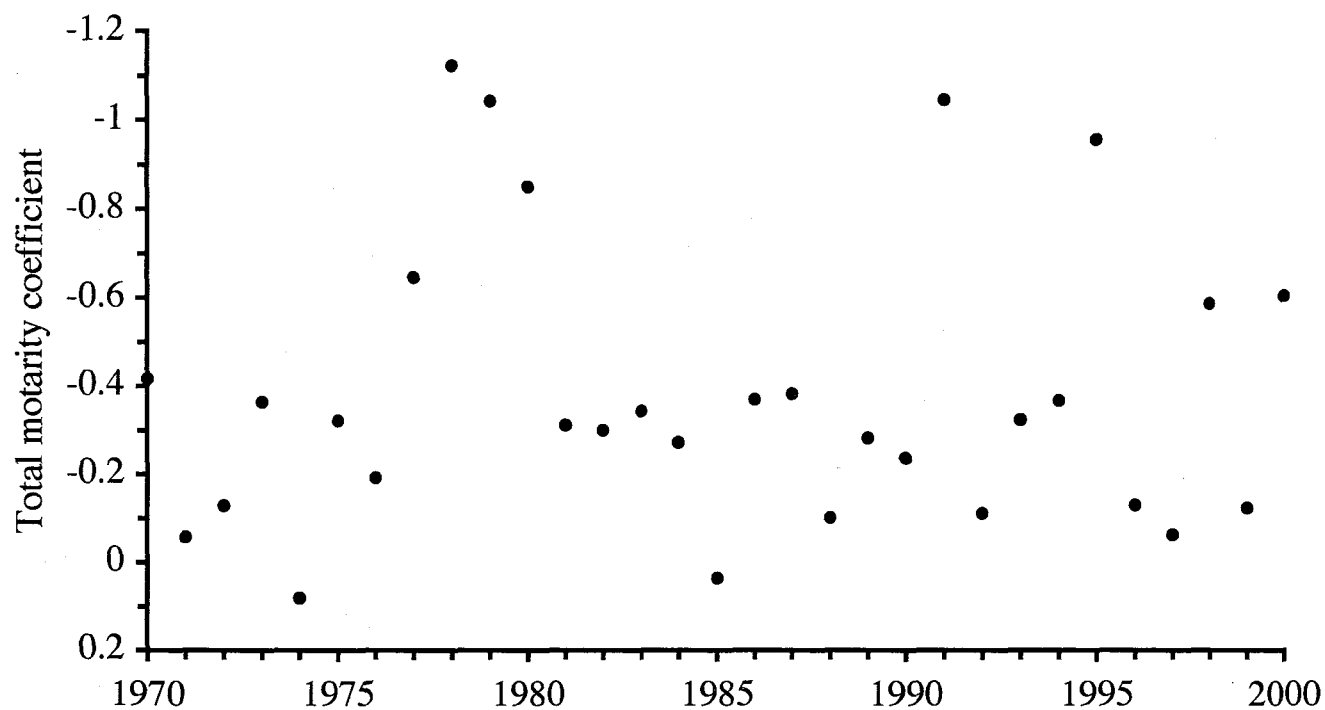


Fig. 6-9. Total mortality coefficient from April to May of "Koebi" in Tosa Bay from 1970 to 2000.

Table 6-3. Yield per recruitment (YPR) of "Koebi" shrimps in Tosa Bay from the fishing starting month to September in the case that fishing starts on May, which is compared with the current case that fishing starts on April

May to Sep.		April		Weight	Money	Parent biomass
<i>M</i>	<i>Z</i>	<i>Z</i>	<i>F</i>			
0.208	0.725	-1	0.214	1.10	1.11	1.24
		-0.4	0.299	1.10	1.12	1.35
		-0.2	0.332	1.09	1.12	1.39
		0	0.362	1.07	1.10	1.44
		0.1	0.387	1.07	1.10	1.47
	0.575	-1	0.163	1.07	1.08	1.18
		-0.4	0.227	1.05	1.08	1.25
		-0.2	0.252	1.04	1.07	1.29
		0	0.276	1.03	1.06	1.32
		0.1	0.293	1.01	1.04	1.34
	0.412	-1	0.097	1.02	1.03	1.10
		-0.4	0.136	1.00	1.02	1.15
		-0.2	0.151	0.98	1.01	1.16
		0	0.166	0.97	1.00	1.18
		0.1	0.176	0.96	0.99	1.19
0.270	0.725	-1	0.188	1.07	1.09	1.21
		-0.4	0.263	1.06	1.08	1.30
		-0.2	0.292	1.05	1.07	1.34
		0	0.318	1.03	1.05	1.37
		0.1	0.340	1.02	1.05	1.40
	0.575	-1	0.135	1.04	1.05	1.12
		-0.4	0.189	1.02	1.04	1.16
		-0.2	0.210	1.00	1.03	1.17
		0	0.229	0.98	1.01	1.17
		0.1	0.244	0.97	1.01	1.18
	0.412	-1	0.068	0.99	1.00	1.07
		-0.4	0.094	0.96	0.98	1.10
		-0.2	0.105	0.94	0.97	1.11
		0	0.116	0.92	0.95	1.12
		0.1	0.122	0.91	0.94	1.13

F , *M* and *Z* denote fishing, natural and total mortalities, respectively.

で 1.12 倍となった。また、親の資源重量（5～9 月の初期資源重量の和）はすべての場合で増加し、現行の 1.07～1.47 倍となった。

漁期開始月を 6 月とした場合の試算の結果を示す(Table 6-4)。5～9 月の自然死亡係数を 0.208 とした場合、5～9 月の全減少係数 0.725 の場合および 5～9 月の全減少係数 0.575 かつ 4 月の全減少（増加）係数-0.2 以下の場合に漁獲量は現行と同じか増加し、最大で 1.10 倍となったが、その他の条件では減少した。また、5～9 月の自然死亡係数を 0.270 とした場合、すべての条件で漁獲量は増加しなかった。水揚げ金額は、5～9 月の自然死亡係数 0.208 とした場合、5～9 月の全減少係数 0.412 の場合を除いて増加し、最大で 1.21 倍になった。また、5～9 月の自然死亡係数 0.270 とした場合、5～9 月の全減少係数 0.725 の場合および 5～9 月の全減少係数 0.575 かつ 4 月の全減少（増加）係数-0.4 以下の場合に、水揚げ金額は増加し、最大で 1.1 倍となった。親の資源重量は 1.19～2.07 倍となった。

考察

御量瀬漁協の小型底びき網漁業における「小えび」では、1 日 1 隻当たり漁獲量（漁獲量／隻日数）は明瞭な減少傾向を示さなかった。しかし、隻日数の減少と漁獲量の減少が同時に起こっているため、1 日 1 隻当たり漁獲量から資源状態を考察することはできない。また、ほとんどの年で 4 月から 5 月に漁獲尾数が増加し、加入が続いていることを示した。このため、本研究では 5 月初頭の資源量を求め、その後の漁獲状況を観察した。

水産資源研究において、多くの場合自然死亡係数(M)を推定することは困難であることが多い（田中，1985）。本研究においても、Widrig の方法や拡張ドゥルーリー法を用いて自然死亡係数を推定することはできなかった。そこで、田中（1960）の方法より推定した 0.208、および 1970～2000 年で最も小さな全減少係数の 0.270 を月当たりの自然死亡係数として用いた。全減少係数は自然死亡係数と漁獲死亡係数の和であり、全減少係数が 0.270 と推定された 1972 年においても 5 月の初期資源尾数の 17.6% を漁獲していたことから、現実の自然死亡係数は 0.270 よりかなり小さな値であると考えられる。

クルマエビ科エビ類で推定された月当たりの自然死亡係数は、瀬戸内海隧灘の滞留

Table 6-4. Yield per recruitment (YPR) of "Koebi" shrimps in Tosa Bay from the fishing starting month to September in the case that fishing starts on June, which is compared with the current case that fishing starts on April

May to Sep.		April		Weight	Money	Parent biomass
<i>M</i>	<i>Z</i>	<i>Z</i>	<i>F</i>			
0.208	0.725	-1	0.214	1.10	1.20	1.74
		-0.4	0.299	1.09	1.21	1.89
		-0.2	0.332	1.09	1.20	1.95
		0	0.362	1.07	1.19	2.01
		0.1	0.387	1.07	1.19	2.07
	0.575	-1	0.163	1.02	1.12	1.52
		-0.4	0.227	1.01	1.11	1.62
		-0.2	0.252	1.00	1.11	1.66
		0	0.276	0.98	1.09	1.71
		0.1	0.293	0.97	1.08	1.73
0.270	0.412	-1	0.097	0.92	1.00	1.29
		-0.4	0.136	0.90	0.99	1.34
		-0.2	0.151	0.89	0.98	1.36
		0	0.166	0.87	0.96	1.38
		0.1	0.176	0.86	0.96	1.39
	0.725	-1	0.188	1.00	1.10	1.62
		-0.4	0.263	0.99	1.10	1.75
		-0.2	0.292	0.98	1.09	1.80
		0	0.318	0.96	1.07	1.85
		0.1	0.340	0.96	1.07	1.89
0.412	0.575	-1	0.135	0.93	1.02	1.32
		-0.4	0.189	0.91	1.01	1.34
		-0.2	0.210	0.90	1.00	1.35
		0	0.229	0.88	0.98	1.35
		0.1	0.244	0.87	0.98	1.35
	0.412	-1	0.068	0.84	0.91	1.19
		-0.4	0.094	0.81	0.89	1.22
		-0.2	0.105	0.80	0.88	1.24
		0	0.116	0.78	0.86	1.25
		0.1	0.122	0.77	0.85	1.26

F , *M* and *Z* denote fishing, natural and total mortalities, respectively.

期におけるクルマエビの 0.219 (石岡他, 1975), 瀬戸内海西部域のクルマエビの 0.21 (檜山, 1985), 以西底びき網漁業におけるコウライエビの 0.288 (庄島・大滝, 1982) などが推定されており, これらは本研究で用いた小型クルマエビ科エビ類のものとよく似ている. 一方, 瀬戸内海燧灘のクルマエビでは 1.266 と非常に大きな値が推定されたこともあった (土井他, 1972). クルマエビやコウライエビは成長にともなう移動によって漁場からの移出があるため (真子・庄島, 1969; 倉田, 1972), 自然死亡係数は安定しないと考えられる. これに対し, 本研究におけるアカエビなどの大陸棚型の種は着底以降に漁場から移動することはほとんど無いことから, 加入の終了した 5 月から寿命の尽きる 10 月になるまでの自然死亡係数は比較的安定していると考えられる.

土佐湾における「小えび」漁獲量は 1970 年以来減少しているが, 同時に延べ出漁隻数 (隻日数) も減少しているので, 1 日 1 隻当たり漁獲量からその資源動向を窺うことはできない. しかし, 本研究において 5 月初頭の資源量を推定したところ, 1970 年代に比べて近年は低いレベルにあり, 漁獲割合が高くなっていることが明らかとなった. このように, 土佐湾における「小えび」の近年の資源水準は, 1970 年代に比べかなり悪い状態にあると考えられた.

高知県漁業調整規則によると, 土佐湾中央部における小型底びき網漁船の機関の許可最大馬力は, 1973 年に 10 馬力から 15 馬力となった. このことが「小えび」資源の悪化につながった可能性は否定できない. しかし, 着業船の減少によってその後の漁獲努力量が大幅に減少しているにも関わらず, 依然として「小えび」資源は回復していない. 1970 年では親の資源重量が小さかったにも関わらず翌年の加入量は非常に多かったが, そのような現象はその後には起こっていない (Figs. 6-7, 6-8). このことから, 「小えび」の再生産関係が変化してしまった可能性が高いと考えられる. このような再生産関係の変化はマイワシなどの浮魚類ではレジームシフトとして知られており, 数十年規模で起こる地球的規模の気候変動に由来するとされている (川崎, 1994). 土佐湾の「小えび」では, 高度経済成長以来行われてきたダム建設や海砂の採取などの人為的環境変化による漁場生産力の低下も考えられるが, 再生産関係変化の要因は現状では明らかではない.

近年の土佐湾における「小えび」の再生産関係から, 産卵量保護が加入量の増大に結びつくとの期待はできない. このことから本研究では, 現実的な資源管理方策とし

て加入量当たり漁獲量(YPR)を現行より増大させることを目的とし、漁期開始月を 4 月から 5 月及び 6 月に遅延した場合の YPR の変化を検討した。その結果、漁獲開始月を 5 月とすると、多くの場合で漁獲量は増加した。前述のように、5～9 月では真の自然死亡係数は 0.270 より小さいと考えられ、4 月の全減少（増加）係数が正となる（資源が減少する）ことは稀である。したがって、漁獲開始月を現行の 4 月から 5 月としても、9 月末までの漁獲量は減少することではなく、最大で現行の 1.10 倍程度になると予想される。一方、漁獲開始月を 6 月とすると、条件によっては漁獲量が現行より減少する場合もあり得ると考えられた。したがって、本研究では、土佐湾の「小えび」漁獲量を増加させるため、漁獲開始月を 5 月とすることを提案する。

漁獲開始月を 5 月とした場合、水揚げ金額も最大で 12%増加するとの結果が得られた。本研究では試算のために現行の月平均単価を用いたが、実際の単価は需要と供給のバランスで決まる。このため、漁期開始月を 5 月とすることで起こる単価の変化は予想できないことから、本研究では水揚げ金額の変化に関する考察は差し控える。

前述のように、近年の土佐湾における「小えび」では親の資源重量と子の加入量の関係は有意でなく、産卵量保護が加入量の増大に結びつくとの期待はできない。しかし、近年では親の資源重量は大幅に減少しており、これ以上の減少は加入量にも悪影響を与える恐れは十分にあると考えられる。本研究では、漁期開始月を 5 月とすることによって漁獲量が増加することを示した。「小えび」を構成する多くの種では 4 月にはまだ産卵が始まっていないので、漁期開始月を 5 月にすることは直接的な産卵保護とはならないが、これによって 5～9 月の親の資源重量は 1.07～1.47 倍になると試算された。「小えび」では体サイズの大きな個体ほど産卵量も多いことから、漁期開始月を 5 月とすると大型個体の増加によって産卵量が増加すると考えられる。このように、漁期開始月を現行の 4 月から 5 月にすることは、漁獲量の増大のみならず、産卵量確保の観点からも望ましいと考えられる。

要 約

第 1 章 我が国におけるクルマエビ科エビ類資源とその研究

クルマエビ科エビ類は、世界で最も重要な水産物の一つである。我が国においても、最も漁獲量の多いエビの分類群はクルマエビ科であり、なかでも小型種の漁獲量が多い。しかし、1980 年代以降は小型底びき網漁業の漁労体数と漁獲量は減少している。小型底びき網漁業の経営安定のために、クルマエビ科エビ類の資源管理が重要である。我が国におけるクルマエビ科エビ類の研究は、栽培漁業の対象種であるクルマエビやかつてさかんであった以西底びき網漁業の対象種であったコウライエビに関するものが多い。栽培漁業や大規模漁業の対象となっていない小型のクルマエビ科エビ類については、それらを主な漁獲対象とする小型底びき網漁業の盛んな西日本の内湾域を中心として、生活史研究が行われてきた。しかし、研究者や水域によって成長や寿命で異なる結果が示されているものもあり、議論が十分とは言えない。

このように、我が国は世界有数のクルマエビ科エビ類の消費国でありながら、その天然個体群に対する研究は十分と言える状態ではない。本研究では、我が国周辺水域では比較的温暖な土佐湾とその周辺において、クルマエビ科エビ類の種組成と大陸棚上の主要種の鉛直分布および生活史を明らかにした。また、そのような生物学的知見を利用した資源管理について、考察と提言を行った。

第 2 章 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相とその特徴および漁業

土佐湾におけるクルマエビ科動物相を明らかにするため、小型底びき網漁船および調査船こたか丸による土佐湾の水深 0-1,000m における標本採集、および叉手網による浦戸湾内河口域の干潟における標本採集を行った。また、土佐湾の小型底びき網漁業におけるクルマエビ科エビ類の重要性を明らかにするため、小型底びき網漁船の銘柄別漁獲量を検討した。また、クルマエビ科エビ類の漁獲物特性を明らかにするために、漁獲物の種組成を調査した。

土佐湾周辺の干潟から大陸斜面にわたる水域から、35 種のクルマエビ科を確認した。また、それらの分布様式を次の 5 つの型に分けた。(1) 干潟型：内湾で稚エビ以降の生活史を全うし、成体となっても外海に出ることはない。モエビがこの型に属する。(2) 干潟-上部大陸棚型：内湾を稚エビの生育場とし、成長とともに外海に出て

ゆく。成体となった後に内湾に戻るものもある。クルマエビなど 6 種がこの型に属する。(3) 大陸棚型：稚エビから成体まで大陸棚に分布する。アカエビやキシエビなどの 23 種がこの型に属する。(4) 大陸棚-大陸斜面型：稚エビ期から成体まで大陸棚から大陸斜面に分布する。シロエビなど 3 種がこの型に属するが、いずれも大陸斜面に分布の中心があると考えられる。(5) 大陸斜面型：稚エビ期から成体まで大陸斜面に分布する。サケエビとベニガラエビがこの型に属する。水深 400m より深所には分布しない。土佐湾では、他水域と比べて特に大陸棚上部に棲息する種が多かった。クルマエビ科の分布の中心は熱帯の浅海域にあり、年間最低水温が 15℃以下となる水域では種数は大幅に減少する。我が国沿岸の多くの内湾域では冬季の水温は 10℃近くにまで低下するが、土佐湾大陸棚上部では黒潮の影響で冬季でも水温 15℃以下に低下しない。このように、土佐湾におけるクルマエビ科の種数が豊富であることの理由として、黒潮の影響で冬季でも温暖な環境が考えられた。

小型底びき網漁業の漁獲物において、重量の 23.5%および金額の 38.7%が「小えび」と総称される小型クルマエビ科エビ類であり、最も重要な漁獲物であった。このうち、アカエビが重量・金額とも最も多かった。しかし、土佐湾大陸棚上に多く棲息するキシエビの漁獲物中の割合はわずかであった。漁獲物の種組成は、水域の種組成だけでなく地域における利用形態を反映する場合もあると考えられた。

第 3 章 土佐湾大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造

土佐湾周辺において特にクルマエビ科エビ類の種数の多かった大陸棚上部(水深 5m から 75m)における分布構造水域において、クルマエビ科群集の鉛直分布構造を調べた。

クルマエビ科全体の水深別平均密度は、水深 45m において最大値を示し、45m 以浅では浅くなるほど、45m 以深では深くなるほど低かった。また、種組成は水深変化に伴って連続的に変化した。主要 9 種の水深別平均密度はそれぞれ正規分布様の分布を示した。それらは互いに重なり合いながらも、分布の中心と範囲は少しずつずれており、水深による種組成の変化は、水深が深くなるごとにある種が現れてある種が消えていく過程に対応していた。このような種組成の水深変化に伴う連続的变化は、季節によって崩れることはほとんどなかった。クルマエビ科エビ類は昼間に砂に潜る種が多く、種ごとに好適な底質粒度が異なることが知られている。したがって、大陸棚

上部におけるクルマエビ科種組成の連続的変化の要因として、底質粒度組成の連続的変化が重要であると考えられた。底質粒度が均一な水域では少数の種が優占してしまうと考えられるが、土佐湾の大陸棚上部では底質粒度組成が連続的に変化するため多くの種が棲息可能であると考えられた。

第4章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成熟過程と産卵期

雌生殖腺の組織学的観察によって、土佐湾大陸棚上の優占種であるアカエビ属4種（キシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビ）の繁殖生態を明らかにした。

キシエビの卵母細胞の発達段階は、核のヘマトキシリン染色性、細胞質や嚢胞細胞の有無、油球や卵黄球の出現、核の収縮と縁辺部への移動などによって、接合期である Stage I から排卵後の成熟期である Stage VII までの7段階に分けられた。この7段階を通して、これまで知られているクルマエビ科の卵母細胞で一般的な表層桿状体は現れなかった。同じ卵巣中に、成熟の進んだ Stage VI または VII の卵母細胞とともにいろいろな発達段階の未成熟な卵母細胞が共存した。このような卵母細胞の形態と卵巣内の成熟状況は、キシエビ以外では Stage VII を確認することができなかったことを除いて、観察した4種で共通であった。Stage V 以上に発達した卵母細胞は、キシエビでは周年、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは初夏から秋に出現した。GSI の高い個体ほど Stage V および Stage VI-VII に発達した卵母細胞の出現率は高く、キシエビでは GSI 4 以上、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは GSI 2 以上の個体の 50% 以上が Stage V 以降の卵母細胞を有していた。

表層桿状体が出現しないことは、アカエビ属に一般的なものである可能性が強いと考えられた。また、ここで観察した4種のアカエビ属は同一産卵期に複数回の産卵を行い、その産卵間隔はかなり短いと考えられた。キシエビでは周年、他の3種では初夏から秋に産卵が行われていると考えられた。初夏から秋にかけての産卵期はこれまでの我が国周辺の多くのクルマエビ科エビ類についての報告とほぼ同じであるが、キシエビの周年にわたる産卵は我が国周辺のクルマエビ科エビ類で初めて確認された。

第5章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成長と個体群構造

土佐湾大陸棚上の優占種であるアカエビ属4種の頭胸甲長(CL)組成および CL 階級の生殖腺重量指数(GSI)組成の季節変化、卵母細胞の発達段階の観察を行い、個体

群の世代構造を明らかにした。

キシエビでは1年に複数の世代が交代し、世代間で体サイズと寿命に季節変異がみられた。すなわち、夏から秋の高水温期には短命の小型世代が何度か交代し、冬から春の低水温期には半年ほど生存する大型世代となる。1年に近いような長期にわたる産卵期は、これら複数の世代の産卵期がつながることにより形成される。他水域との比較から、キシエビでは高水温下で成熟体サイズが小型化することおよび産卵期が長期化することによって、年間世代数が増加すると考えられた。

アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは、それぞれ体サイズが異なるものの、同じ生活史パターンを示した。すなわち、年間1世代であり、初夏から秋にかけて前年発生群が産卵を行い、この産卵に由来する当年発生群が秋から初冬に標本中に加入する。当年発生群の一部には秋に産卵に加わるものがある。冬季の低水温期にも成長が認められ、発生からほぼ1年でその生活史を終える。秋における当年発生群の成熟体サイズは初夏における前年発生群の成熟体サイズより小さく、高水温環境における成熟体サイズの小型化が見られた。冬季の水温低下の著しい水域におけるアカエビでは、冬から春における成長の停滞によって最大体サイズへの到達時間が遅れ、寿命は最大で2年となると考えられた。

このように、土佐湾におけるアカエビ属4種の生活史は、(A)キシエビでみられた年間複数世代のものと、(B)アカエビなど3種でみられた年間1世代のものの二つのパターンに類別することができた。これらの生活史パターンは水温によって変化する。この二つの生活史パターンは連続的である可能性があり、熱帯水域ではアカエビなどでもAの生活史となる可能性があると考えられた。一方、アカエビ属にはアカエビなど頭胸甲に発音器を持つものと、キシエビなどそれを持たないものがあり、生活史パターンの違いはそのような系統を反映している可能性もある。本研究でも、体サイズの異なるアカエビ・シナアカエビ・ミマセアカエビの発音器を有するグループの生活史パターンはAであり、発音器を持たないキシエビはBであった。アカエビ属の生活史が水温変化に伴って連続的に変化するとしても、変化を引き起こす水温が発音器を有するグループと発音器を持たないグループで系統的に異なる可能性があると考えられた。今後、アカエビ属の生活史の水温による変化を一般化するために、さらに多くの水域と種について生活史を解明し、比較を行う必要がある。

第6章 資源管理

土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の多くが所属する御豊瀬漁協における1970年から2000年の月別の「小えび」漁獲量と水揚げ金額および出漁隻数のデータを用い、小型クルマエビ科エビ類の資源状態を明らかにし、その資源管理に関する提言を行った。

土佐湾大陸棚上の小型底びき網漁業の漁期は4～12月である。「小えび」の最も重要な構成種であるアカエビの生活史および漁獲物の体サイズから、4～10月の間に小型底びき網漁船が漁獲するアカエビは前年発生群であることが明らかとなった。ほとんどの年において、CPUE（漁獲尾数/出漁隻数）の対数は4月から5月に増加し、5～9月にほぼ一定の割合で減少し、10月に急激に減少した。アカエビの生活史から、前年発生群の加入は4月いっぱい続き、5～9月の間に一定の全減少係数で減少し、10月には寿命が尽きることによって自然死亡係数が増大すると考えられた。CPUEの対数の時間変化の回帰分析によって、5～9月の間の全減少係数と5月初頭の資源量を推定した。これによると、全減少係数は0.270～0.749と年による変動が大きかった。5月初頭の資源量は1970年代に比べて1980年以降で大きく減少しており、これに対応して漁獲割合が高くなっていた。特に1998年と1999年では5月初頭の資源量の70～80%を漁獲していた。親の資源重量が400トンを下回った1974年以降では、「小えび」の再生産関係は有意ではなかったが、近年では親の資源重量と子の加入量とも過去の最低水準となっている。このことから、産卵量の増加を図るより加入した資源の有効利用を目指す資源管理方策が重要となるが、これ以上産卵量を減少させることもできない。そこで、加入量当たり漁獲量を最大としつつ、親の資源重量も増加させるような漁期の設定を試みた。その結果、漁期開始月を現行の4月から5月とすると、漁獲量は最大で現行の1.12倍となり、親の資源重量は現行の1.07～1.47倍となると予想された。一方、漁期開始月を6月とすると、条件によって漁獲量は現行より減少する恐れがあると考えられた。

このように、漁獲量と産卵量の増大のために、漁期開始月を現行の4月から5月とすることが有効であると考えられた。

謝 辞

本研究をまとめるにあたって、適切なご指導とご助言を賜った東京水産大学教授渡邊精一博士に心より感謝の意を表します。論文校閲の労を取られ、有益なご助言を賜った東京水産大学教授瀬川進博士、同教授北田修一博士に深謝いたします。また、その旧南西海区水産研究所ご在任中にクルマエビ科エビ類研究のきっかけをお与えくださり、東京水産大学教授となられた後も論文校閲と適切なご助言を頂いた東海正博士に深謝いたします。種の同定と記載のご指導を賜るとともに、研究遂行への叱咤激励を賜った水産大学校教授林健一博士に深謝いたします。

高知県海洋局小松章博氏には浦戸湾内の調査の機会をご提供いただくとともに、調査にご同行いただきました。徳島県水産課上田幸男博士には有益なご助言を賜るとともに、研究遂行に対する叱咤激励を賜りました。また、高知県水産試験場および高知県海洋局の方々には調査へのご協力とご配慮を賜りました。心よりお礼申し上げます。

山下幸三組合長をはじめ御豊瀬漁業協同組合の方々には、小型底びき網漁船による調査についてのご協力を賜るとともに、水揚げデータのご提供を賜りました。また、高知市漁協の方々には浦戸湾内の調査について、ご協力を賜りました。特に、平成 13 年に病を得て帰らぬ人となった御豊瀬漁協所属小型底びき網漁船銀洋丸船長山下泉氏には、3 年間にわたって行った毎月の調査に絶大なるご協力を賜りました。心よりお礼を申し上げます。

旧南西海区水産研究所外海調査研究部長小坂淳博士、同部部長正木康昭博士、中央水産研究所黒潮研究部長入江隆彦博士、同部部長石田行正博士、同部主任研究官梨田一也氏から、懇切なご指導とご鞭撻を賜りました。特に、旧南西海区水産研究所外海底魚資源研究室長堀川博史博士、中央水産研究所資源生態研究室長本多仁博士のご指導とご協力無くして本研究を遂行することは不可能でした。また、平成 5 年に旧南西海区水産研究所底魚資源研究室長を退職された通山正弘氏には有益なご助言を賜りました。心から感謝いたします。

最後に、日常から有益なご助言を頂いた旧南西海区水産研究所外海調査研究部および中央水産研究所黒潮研究部の方々、事務手続きをご担当いただいた同高知総務分室の方々、水産総合研究センター最小の調査船ながら水深 1,000 m という深海にまで底びき網調査を実施いただいた調査船こたか丸の歴代船長および乗組員の方々、標本測

定やデータ入力をお手伝いいただいた臨時職員の方々に対し、心から感謝の意を表します。

文献

- 安部恒之・日下部敬之・鍋島安信・辻野耕實, 1995: 大阪湾におけるヨシエビの漁業生物学的研究. 大阪府水試研報, 9, 57-75.
- Anderson, S. L., Chang, E. S. and Clark Jr. W. H., 1984: Timing of postvitellogenic ovarian changes in the ridgeback prawn *Sicyonia ingentis* (Penaeidae) determined by ovarian biopsy. *Aquaculture*, 42, 257-271.
- Bray, J. R. and Curtis, J. T., 1957: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monog.*, 27, 325-349.
- Choi and Hong, 2001: Larval development of the kishi velvet shrimp, *Metapenaeopsis dalei* (Rathbun) (Decapoda: Penaeidae), reared in the laboratory. *Fish. Bull.*, 99, 275-291.
- Clark, W. H. and Lynn, J. W., 1977: A Mg^{++} dependent cortical reaction in the eggs of penaeid shrimp (1), *J. Exp. Zool.*, 200, 177-183.
- Clark, W. H., Lynn, J. W., Yudin A. I. and Persyn, H. O., 1980: Morphology of the cortical reaction in the eggs of *Penaeus aztecus*, *Biol. Bull.*, 158, 175-186.
- Crococ P. J. and Kerr, J. D., 1983: Maturation and spawning of the banana prawn *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Penaeidae) in the Gulf of Carpentaria, Australia, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 69, 37-59.
- Crosnier, A., 1985: Crustacés Décapodes. Penaeidae les espèces indo-ouest-pacifiques du genre *Parapenaeus*. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., sér. A, Zool.*, 133, 305-353.
- Crosnier, A., 1987: Les espèces indo-ouest-pacifiques d'eau profonde du genre *Metapenaeopsis* (Crustacea Decapoda Penaeidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 9, section A, n0, 2, 409-453.
- Crosnier, A., 1991: Crustacea Decapoda: Les *Metapenaeopsis* indo-ouest-pacifiques sans appareil stridulant (Penaeidae) Deuxième partie. Resultatas des champagnes MUSORSTOM, Volume 9. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A)*, 152, 155-297.
- Crosnier, A., 1994: Crustacea Decapoda: Les *Metapenaeopsis* indo-ouest-pacifiques avec un appareil stridulant (Penaeidae). Resultatas des champagnes MUSORSTOM, Volume 12. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A)*, 161, 255-337.
- Dall, W., 1991: Zoogeography of the Penaeidae. *Memoirs of the Queensland Museum*, 31,

- Dall, W., Hill, B. J., Rothlisberg P. C. and Staples, D. J., 1990: The biology of Penaeidae. *Advances in Marine Biology*, 27, Academic Press, London, 489pp.
- 土井長之・金容文・高尾亀次・石岡清英・岡田啓介, 1972: 燧灘底びき漁場におけるクルマエビの資源解析. *東海水研研報*, 69, 11-28.
- Egusa, S. and Yamamoto, T., 1961: Studies on the respiration of the "Kuruma" prawn *Penaeus japonicus* Bate - I. Burrowing behavior, with special reference to its relation to environmental oxygen concentration. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 27, 22-27.
- Fuss, C. M., 1964: Observations on burrowing behavior of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean*. 14, 62-73.
- Galil, B. S. and Golani, D., 1990: Two new migrant decapods from the eastern Mediterranean. *Crustaceana*, 58, 229-236.
- 原 健一・檜山節久・大内俊彦・田村ひろし, 1969: コウライエビ種苗の移植放流について (1). *山口県内海水試調査研究業績*, 18, 1-9.
- 橋詰和慶, 1999: 甲殻類における成熟開始サイズ変異の意義. *海洋と生物*, 21, 477-486.
- 林 健一, 1992: 日本産エビ類の分類と生態 I. 根鰓亜目 (クルマエビ上科・サクラエビ上科). 生物研究社, 東京, 300p.
- Hayashi, K., Aoyama, M., Fujiwara, S. and Yu, H. P., 1992: Indian white prawn *Penaeus (Fenneropenaeus) indicus* new to the Japanese fauna. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58, 167.
- Hayashi, K. and Toriyama, M. 1980: A new species of the genus *Trachypenaeus* from Japan (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, (12), 69-73.
- 林 知夫・長谷川彰・斎藤雄之助・安村 長・多胡信良・吉本幸雄, 1967: 周防灘におけるシバエビ資源の有効利用について. *内海区水研刊行物 C 輯*, 5, 83-106.
- 林 凱夫, 1974: 大阪湾の漁場環境と底生生物相について. *大阪水試研究* (4), 42-75.
- 肥後伸夫・符 啓超, 1988: 八代海南部海域のエビ類相について. *鹿児島大学水産学部紀要* (37), 45-50.
- 檜山節久, 1985: クルマエビの資源量推定について. *山口県内海水試報告*, 13, 17-23.
- 檜山節久・林 泰行, 1991: 瀬戸内海西部海域におけるサルエビの成長. *山口県内海*

- 水試報告, 19, 1-15.
- Horikawa, H., 1993: Bathymetric gradient analysis of demersal fish fauna across the continental shelf and slope of Tosa Bay, southwestern Japan. PhD Thesis, University of Tokyo.
- 堀川博史・通山正弘, 1984: オッタートロール網及びビームトロール網の漁獲物組成の比較検討. 昭和 58 年度漁業資源研究会議西日本底魚部会会議報告. 81-88.
- Hudinaga, M., 1942: Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. Japanese J. Zool., 10 (2), 1-393, pl. 16-46.
- 池原 研・岡村行信, 1985: 第 18 章土佐湾. I 地質. 日本全国沿岸海洋誌. 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 東海大学出版会, 東京, 723-731.
- 池松 弥, 1963: 有明海におけるエビ・アミ類の生活史, 生態に関する研究. 西水研報, 30, 1-124.
- 石岡清英・高尾亀次・外間源治・長谷川彰, 1975: クルマエビの漁業生物学的研究 I 燧灘西部資源の加入量の推定. 南西水研研報, 8, 67-79.
- 亀崎直樹・野村恵一・濱野龍夫・御崎 洋, 1988: 甲殻類 (エビ・ヤドカリ). 沖縄海中生物図鑑 8, 新星図書出版, 浦添市, 232p.
- 蒲原稔治, 1958: 浦戸湾内の魚類. 高知大学学術研究報告, 7 (13), 1-11.
- 川崎 健, 1994: 浮魚生態系のレジームシフト (構造的転換) 問題の 10 年. FAO 専門家会議 (1983) から PICES 第 3 回年次会合 (1994) まで. 水産海洋研究, 58, 321-333.
- King, J. E., 1948: A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus), Biol. Bull., 94, 244-262.
- 小林四郎, 1995: 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京, 194pp.
- 高知県水産試験場, 1999: 高知県. 平成 9 年度放流資源共同管理型栽培漁業推進調査事業報告書 (クルマエビ).
- Kogure, Y. and Hayashi, I., 1998: Bathymetric distribution pattern of echinoderms in the Sado Strait, the Japan Sea. Bull. Japan Sea Natl. Res.Inst., (48), 1-16.
- 小嶋喜久雄・花渕靖子, 1981: 油谷湾におけるエビ, カニ類の生態学的研究-I. 出現種および種組成の季節変化. 西水研報, (56), 39-54.
- 駒井智幸・丸山秀佳・小西光一, 1992: 北海道の十脚甲殻類の分布リスト. 甲殻類の

- 研究, (21), 189-205.
- 小坂昌也, 1972: 仙台湾におけるメガロベントスの食物連鎖, エビ類と底魚の主要連鎖とその季節変化について. ベントス研連誌, (5/6), 9-12.
- 小坂昌也, 1977: 仙台湾産キシエビ *Metapenaeopsis dalei* (Rathbun) の生態. 東海大学紀要海洋学部, (10), 129-136.
- 小坂昌也, 1979: 仙台湾産サルエビ *Trachypenaeus curvirostris* (Stimpson) の生態. 東海大学紀要海洋学部, (12), 167-172.
- Kubo, I, 1949: Studies in penaeids of Japanese and its adjacent waters. J. Tokyo Col. Fish., 36, 1-467.
- 倉田 博, 1972: クルマエビ栽培における種苗とその繁殖に関する諸原理について. 南西水研研報, (5), 33-75.
- 栗原健夫, 1996: 若狭湾産ヒトデ類の底質と水深による種組成変化. Benthos Research (50), 1-10.
- 日下部敬之, 1997: 大阪湾におけるサルエビの成長と成熟. 大阪水試研報, 10, 59-69.
- Liu, C. and Zhong, Z., 1988: Penaeoid shrimps of the South China Sea. Agricultural Publishing House, Beijing, 278pp. (in Chinese).
- 前川兼佑, 1961: 瀬戸内海, 特に山口県沿海における漁業の調整管理と資源培養に関する研究. 第3編重要資源生物の生態. 第3節甲殻類. 山口県内海水産試験場調査研究業績, 11, 156-205.
- 前川兼佑・八柳健朗, 1953: さるえび・あかえび・とらえびの生態学的研究. 山口県内海水産試験場調査研究業績, 5, 1-10.
- Martosubroto, P., 1974: Fecundity of pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad, Bull. Mar. Sci., 24, 606-627.
- 松宮義春・岡 正雄, 1977: 壱岐蟬蛾瀬戸周辺のキシエビ・モギエビについて. 壱岐の生物-対馬との対比, 337-342.
- Medina, A., Vila, Y., Mourente G. and Rodriguez, A., 1996: A comparative study of the ovarian development in wild and pond-reared shrimp, *Penaeus kerathurus* (Forskål, 1775), Aquaculture, 148, 63-75.
- 宮本博和・有江康章, 1992: 福岡県豊前海域におけるクルマエビ *Penaeus japonicus* Bate の研究 I. 成熟について. 福岡県豊前水試研報, 5, 19-29.

- 宮田和夫・山重政則・杉浦健三, 1985: 第 18 章土佐湾. II 物理. 日本全国沿岸海洋誌, 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 東海大学出版会, 東京, 732-740.
- Morisita, M., 1959: Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Series E (Biology), 3, 65-80.
- Morisita, M., 1971: Composition of the Id-index. Res. Population Ecol., 13, 1-27.
- Motoh, H., 1972: A faunal list of the macruran decapoda from Nanao Bay, Ishikawa prefecture, middle Japan. Bull. Ishikawa Pref. Mar. Cult. Sta., (2), 29-50.
- 宗景志浩・木村晴保, 1985: ボックスモデルによる浦ノ内湾の下層水の交換について. 高知大海洋生物研報, (7), 61-72.
- 中島信次, 1987: 不知火海におけるコウライエビの放流調査について. さいばい, (44), 24-27.
- 中田尚宏, 1988: 横浜・川崎沖の底生性魚類, 甲殻類, 軟体類の分布. 神奈川県水産試験場研究報告 (9), 67-74.
- 岡 正雄, 1967: コウライエビ *Penaeus orientalis* Kishinoue の研究 III. 卵巢の構造と排卵機構について. 長崎大学水産学部研究報告, 23, 43-56.
- 岡 正雄・白旗総一郎, 1965: コウライエビ *Penaeus orientalis* Kishinoue の研究 II. 卵巢卵の形態的分類と卵巢成熟度について. 長崎大学水産学部研究報告, 18, 30-40.
- Penn, J. W., 1980: Spawning and fecundity of the western king prawn, *Penaeus latisulcatus* Kishinoue, in western Australian waters, Aust. J. Mar. Freshwater Res., 31, 21-35.
- Pillai, M. C. and Clark, W. H., 1987: Oocyte activation in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*, J. Exp. Zool., 244, 325-329.
- Raffaelli, D. and Hawkins, S., 1996: 潮間帯の生物学 (上) (訳: 朝倉彰). 文一総合出版, 東京, 311pp.
- Ronquillo, J. D. and Saisho, T., 1997: Larval development of *Metapenaeopsis barbata* (de Haan, 1844) (Crustacea: Decapoda: Penaeidae). Aust. J. Mar. Freshwater Res., 48, 401-414.
- 斎藤 勉, 1990: 土佐湾陸棚縁辺部における物理環境の変動. 南西外海の資源・海洋研究, (6), 13-18.
- 阪地英男, 1995: トラエビ *Metapenaeopsis acclivis* (Rathbun), アカエビ *M. barbata* (De Haan), キシエビ *M. dalei* (Rathbun) 及びサルエビ *Trachypenaeus curvirostris*

- (Stimpson)の潜砂能力. 南西水研研報, (28), 1-7.
- 阪地英男, 1997: 土佐湾浅海域と瀬戸内海安芸灘におけるクルマエビ科エビ類種組成の比較. 南西外海の資源・海洋研究 (13), 47-52.
- Sakaji, H. and Hayashi, K., 1997: First record of Penaeid shrimp *Metapenaeopsis gallensis* from Japanese waters. Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst., (30), 15-19.
- Sakaji, H. and Hayashi, K., submitted: A review of the *Trachysalambria curvirostris* species group with description of a new species (Crustacea: Decapoda: Penaeidae), Species Diversity.
- 阪地英男・東海正, 1990: 安芸灘における小型エビ類の分布. 漁業資源研究会議西日本底魚部会報, (18), 59-67.
- 阪地英男・東海正・佐藤良三, 1992: 瀬戸内海安芸灘におけるアカエビの成長と成熟. 日水誌, 58(6), 1021-1027.
- 阪本俊雄・林健一, 1977: 紀伊水道における小型底びき網漁業のエビ類. 日本水産学会誌, 43 (11), 1259-1268.
- 庄島悦子・大滝英夫, 1982: コウライエビの資源解析. 西水研研報, 58, 23-51.
- Sneath, P. H. and Sokal, R. R., 1973: "Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification", Freeman, San Francisco.
- 田染博章・能津純治, 1970: 豊後水道におけるクルマエビの研究 II 産卵期について. 大分県水試報, 7, 1-10.
- 田中昌一, 1960: 水産生物の Population dynamics と漁業資源管理. 東海水研研報, 28, 1-200.
- 田中昌一, 1985: 水産資源学総論. 恒星社厚生閣, 東京, pp381.
- 玉越紘一, 1993: 遠州灘西部海域における小型底曳標本船日誌からみた漁場利用と主要魚種の分布. 南西外海の資源・海洋研究, 9, 15-30.
- 玉城英信・勝股亜生・新里亨, 1989: 釣り餌として利用されているエビ類について. 昭和 62 年度沖縄県水産試験場事業報告書, 182-186.
- Tan-Fermin J. D. and Pudadera, R. A., 1989: Ovarian maturation stages of the wild giant tiger prawn, *Penaeus monodon* Fabricus, Aquaculture, 77, 229-242.
- 東海正, 1993: 瀬戸内海における小型底びき網漁業の資源管理. 南西水研研報, 26, 31-106.

- Tokai, T., Ito, H., Masaki, Y. and Kitahara, T., 1990: Mesh selectivity curves of a shrimp beam trawl for southern rough shrimp *Trachypenaeus curvirostris* and mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*. Nippon Suisan Gakkaishi, 56, 1231-1237.
- 東海正, 阪地英男, 1989: 瀬戸内海における小型エビ類の分布. 第 21 回南西海区ブロック内海漁業研究会報告. 55-70.
- 徳田眞孝, 1994: 今川河口域におけるシバエビの成長および発生量からの漁獲予測. 福岡県水産海洋技術センター研報, 2, 43-42.
- Tong, J., G., Chan, T., and Chu, K., H., 2000: A preliminary phylogenetic analysis of *Metapenaeopsis* (Decapoda: Penaeidae) based on mitochondrial DNA sequences of selected species from the Indo-West Pacific. J. Crust. Biol., 20(3), 541-549.
- 通山正弘, 1981: 土佐湾産浅海性エビ類の生態, 特にクマエビとアカエビについて. 昭和 55 年度漁業資源研究会議西日本底魚部会会議報告, 16-38.
- 通山正弘・林 健一, 1982: 土佐湾の砂泥性, 浮遊性エビ類とその分布. 南西水研研報, (14), 83-105.
- 通山正弘・堀川博史・石田 実, 1991: 黒潮とその周辺域で採集されたテラオクルマ幼生について. 南西水研研報, (24), 153-162.
- 通山正弘・坂本久雄・堀川博史, 1987: 土佐湾におけるヤリイカの分布と環境との関係. 南西外海の資源・海洋研究, (3), 27-36.
- Tren, T. and Yeh, S., 1995: Growth parameters of Red-spot shrimp, *Metapenaeopsis barbata*, from the adjacent waters off Taichung harbor. J. Fish. Soc. Taiwan, 22, 53-68.
- Tuma, D. J., 1967: A description of the development of primary and secondary sexual characters in the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Decapoda: Penaeinae), Aust. J. Mar. Freshwater Res., 18, 73-88.
- 上田幸男, 1987: 紀伊水道産サルエビの産卵と成長. 水産増殖, 35, 161-169.
- 上田幸男, 1990: 紀伊水道産スベスベエビの生態学的知見. 南西外海の資源・海洋研究, (6), 55-64.
- 上田幸男, 1992: 紀伊水道におけるエビ群集の水深別分布と消長. 南西外海の資源・海洋研究, (8), 71-87.
- 上田幸男, 1996: 紀伊水道におけるエビ類の水深別分布. 日水誌, 62, 572-577.
- 宇都宮正, 1959: 周防灘の 4 漁場におけるエビ類の組成・分布等の変異について. 山

- 山口県内海水試調査研究業績, 10, 39-86.
- Whitaker, R., H., 1952: A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. Ecol. Monog., 22, 1-44.
- Williams, A., B., 1958: Substrates as a factor in shrimp distribution. Limnol. Oceanogr., 3, 283-290.
- Wu, C., 1984: Survey of shrimp in Taiwan Strait and biological studies of Thick-shell shrimp *Metapenaeopsis barbata* (de Haan). Bull. Taiwan Fish. Res. Inst., (37), 67-82.
- 山口義昭, 1981: 瀬戸内海における小型エビ類の種組成の変化. 昭和 55 年度漁業資源研究会議西日本底魚部会会議報告, 6-15.
- Yano, I., 1984: Rematuration of spent kuruma prawn, *Penaeus japonicus*, Aquaculture, 42, 179-183.
- Yano, I., 1988: Oocyte development in the kuruma prawn *Penaeus japonicus*, Mar. Biol., 99, 547-553.
- 安田治三郎, 1949: サルエビ *Trachypenaeus curvirostris* (Stimpson) の生態に関する二・三に就いて. 日水誌, 15, 180-189.
- 安田治三郎, 1956: 内湾に於ける蝦類の資源生物学的研究(II). 各論 各種類の生態に関する研究. 内水研研報, (9), 1-81.
- 安田治三郎, 1958: 内湾に於ける蝦類の資源生物学的研究. 内水研研報, (11), 171-198.
- 安田治三郎・篠岡久夫・小林歌男, 1957: 瀬戸内海のエビ漁業の合理化に関する研究 II エビの種類, 分布, 移動並びに組成に就いて. 内水研研報, (10), 28-41.
- 八柳健朗・前川兼佑, 1954: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第 7 報瀬戸内海産シバエビ *Metapenaeus joyneri* (Miers)の生態. 山口県内海水試調研業績, 6, 1-9.
- 八柳健朗・前川兼佑, 1955: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第 8 報瀬戸内海産クルマエビ *Penaeus japonicus* Bate の生態. 山口県内海水試調研業績, 7, 1-15.
- 八柳健朗・前川兼佑, 1956a: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第 10 報瀬戸内海産クマエビ *Penaeus semisulcatus* De Haan の生態. 山口県内海水試調研業績, 8, 25-38.

- 八柳健朗・前川兼佑, 1956b: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第 11 報周防灘産ヨシエビ *Metapenaeus monoceros* F.の生態. 山口県内海水試調研業績, 8, 39-51.
- 八柳健朗・前川兼佑, 1957a: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第 15 報瀬戸内海産キシエビ *Metapenaeopsis dalei* (Rathbun)の生態. 山口県内海水試調研業績, 9, 13-20.
- 八柳健朗・前川兼佑, 1957b: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第 16 報瀬戸内海産モエビ *Metapenaeus burkenroadi* Kubo の生態. 山口県内海水試調研業績, 9, 21-28.
- 八柳健朗・前川兼佑・宇都宮正, 1955: 周防灘における稚蝦の分布について. 山口県内海水試調研業績, 7, 43-62.
- 八柳健朗・松清恵一, 1951: 終期及び春期におけるアカエビ, トラエビ, サルエビの大きさ, 性比及び胸甲長と体長の関係. 日水誌, 16, 182-183.